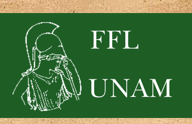
Ana Barahona
Mario Casanueva López
Francisco Vergara Silva
Coordinadores

Biofilosofías para el Antropoceno.
La teoría de construcción de nicho desde la filosofía de la biología y la bioética


FFL
UNAM

HEÚRESIS

La teoría de construcción de nicho enfatiza que los organismos no solamente son seleccionados por el ambiente sino que son capaces de "empujar de regreso" transformando al medio y sesgando —reiterada y sistemáticamente— las presiones de selección que actúan sobre su población y otras que se encuentren bajo su zona de influencia. Aplicada al humano, la idea de codeterminación organismo-ambiente implica un cambio de perspectiva que se extiende más allá de la biología. Conceptos como "nicho cultural" o "construcción de nicho responsable", difuminan la frontera entre la biología y la cultura, y permiten comprender fenómenos como el nacimiento de la agricultura, la domesticación y la música, o señalan pautas éticas para el Antropoceno. El presente volumen presenta investigaciones teóricas y empíricas que ilustran la importancia de la teoría de construcción de nicho, tanto en la ecología evolucionista como en las ciencias sociales y las humanidades.

Imagen en la cubierta y solapas:

Cubierta Anterior

Un *physico* (físico, naturalista, médico) vistiendo un traje preventivo del siglo XVII, contra la plaga. Imagen perteneciente al Dominio Público en la Colección *Wellcome* (https://wellcome.org)

Cubierta Posterior

Paul Fürst (1608–1666). *Doctor Schnabel von Rom* (ca 1656). Versión satírica y a color de un grabado de cobre. La versión original, monocromática, fue realizada por Gerhart Altzenbach en el mismo año, con descripciones en latín, francés y alemán de la nueva y extraña vestimenta que los *physicos* italianos usaron durante la última plaga.

BIOFILOSOFÍAS PARA EL ANTROPOCENO.
LA TEORÍA DE CONSTRUCCIÓN DE NICHO DESDE LA FILOSOFÍA DE LA BIOLOGÍA Y LA BIOÉTICA

Este libro está dedicado a la memoria de Richard Charles "Dick" Lewontin
(New York, 1929 – Cambridge, Massachusetts, 2021), un gran genetista y mejor persona.



ANA BARAHONA
MARIO CASANUEVA LOPEZ
FRANCISCO VERGARA SILVA
Coordinadores

BIOFILOSOFÍAS PARA EL ANTROPOCENO. LA TEORÍA DE CONSTRUCCIÓN DE NICHO DESDE LA FILOSOFÍA DE LA BIOLOGÍA Y LA BIOÉTICA

FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Primera edición:
Mayo de 2021

ISBN 978-607-30-4579-7

Todas las propuestas para publicación presentadas para su producción editorial por la Facultad de Filosofía y Letras de la UNAM son sometidas a un riguroso proceso de dictaminación por pares académicos, reconocidas autoridades en la materia y siguiendo el método de "doble ciego" conforme las disposiciones de su Comité Editorial.

Editado y producido en México

Contenido Interactivo

presentación audiovisual

haz click en el enlace

https://youtu.be/1UzXGWQ_V24

o puedes acceder vía QR



La teoría de construcción de nicho, un lugar para la filosofía de la biología y la bioética. Introducción

Ana Barahona*
Mario Casanueva López**
Francisco Vergara Silva***

En el momento actual, la población humana global asciende a aproximadamente 7 mil 700 millones de personas. Si bien el cálculo preciso de cuántos seres humanos habitamos la Tierra es complicado, hoy es fácil acceder a tales estimaciones desde cualquier lugar, a través de alguna de las bases de datos públicas internacionales administradas por los sistemas dominantes de informática y telecomunicaciones. La casi ilimitada accesibilidad de información sobre este tema contribuye, entre otros factores, a que en el contexto socioeconómico actual sea cada vez más evidente una toma de conciencia colectiva internacional sobre dos hechos innegables: el crecimiento demográfico humano está ligado causalmente con el cambio climático global, y la unión de ambos factores pone en riesgo la existencia misma de la vida en el planeta.

Recientemente, los medios de comunicación masiva nos han hecho saber acerca de la iniciativa *Extinction Rebellion*,[1] así como sobre la postura de la activista sueca Greta Thunberg —por mencionar sólo dos ejemplos de lo que parece ser un movimiento internacional ante lo que, según estos actores sociales y muchos de sus seguidores, es ya una catástrofe ecológica planetaria que podría ser aún peor de no tomarse medidas urgentes. Para cualquiera es evidente que las líneas generales de argumentación y acción de muchos jóvenes —principalmente en Europa, pero de manera incipiente también en Latinoamérica y otras latitudes— críticos ante la inacción gubernamental de poderosos "países desarrollados" y de la dirigencia de millonarias empresas transnacionales, implican diversos conceptos de "responsabilidad ética". Sin embargo, ante esta inmensa cantidad de actos,

* Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
** Departamento de Humanidades / Phibio / REMO, Universidad Autónoma Metropolitana-Cuajimalpa.
*** Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
[1] https://es.wikipedia.org/wiki/Extinction_Rebellion



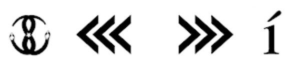
discursos y (en ocasiones) noticias falsas sobre la crisis ecológica en la que se encuentra la Tierra, para muchos públicos no queda claro cuál es el papel que el trabajo académico en filosofía —y, en especial, la investigación bioética— deberían jugar. En este sentido, ¿cómo se relacionan la bioética con la ecología y otras especialidades biológicas —entre las que contamos a las ahora llamadas "ciencias de la sostenibilidad"— dedicadas al estudio y conservación de la biodiversidad y los "sistemas socioambientales"? Considerando además que, de manera contundente, los reclamos actuales sobre los efectos potencialmente devastadores del cambio climático sobre la vida en la Tierra hacen referencia a la cancelación del "legado ambiental" que deberíamos dejar a las futuras generaciones de humanos, ¿qué le aportarían las miradas interdisciplinarias, con participación de la bioética, a los campos de estudio que han definido los significados del término "herencia", en las ciencias contemporáneas?

Al lado de esta visión sobre los peligros a los que actualmente se enfrentan los sistemas ecológicos planetarios, y con el propósito de problematizar mejor la relación que la bioética podría tener con las áreas de investigación arriba mencionadas, es importante señalar la pertinencia de un conjunto de perspectivas complementarias. Éstas se han gestado en ciencias como la arqueología, la paleoantropología, e incluso otras áreas inmersas en el estudio de la historia evolutiva del planeta —en escalas de tiempo que sobrepasan los siglos o los milenios, para remontarse a periodos cronológicos de millones de años. Desde la óptica de este grupo de abordajes científicos, los complejos procesos geobiológicos que en nuestro planeta han tenido duraciones temporales apenas concebibles, se han visto intensamente perturbados desde que la modificación humana de los ambientes configurados por dichos procesos se ha vuelto permanente: es en este contexto que se ha acuñado el ahora célebre —si bien polémico— vocablo "Antropoceno" (Crutzen y Stoermer, 2000: 17-18). Así, *el estado sistémico actual del planeta puede entenderse como efecto del proceso mismo de evolución de la especie humana* —aquello que, empleando la jerga paleoantropológica, podríamos llamar la historia del "humano anatómicamente moderno": *Homo sapiens* en pleno sentido. Por supuesto, esta historia incluye también importantes anclajes en la trayectoria filogénetica de los homínidos, hasta llegar a la época geológica tradicionalmente denominada Holoceno, que trajo consigo la domesticación paralela de múltiples especies de plantas y animales en distintos continentes.

* * *

El presente volumen tiene antecedente en una iniciativa académica colectiva que se remonta al 2010, en la que un conjunto de profesores interesados en bioética y filosofía de las ciencias de la vida —y provenientes de ámbitos interdisciplinarios relacionados— comenzó a reunirse en el Seminario de Investigación sobre Ética y Bioética, con sede en la Facultad de Filosofía y Letras de la UNAM. Dentro de ese grupo se encontraban Ana Barahona y Francisco Vergara Silva, junto con un número fluctuante de colegas invitados, así como estudiantes de la UNAM y de otras universidades. Este espacio de investigación académica se convertiría, durante 2012, en el actual Programa Universitario de Bioética (PUB) de la UNAM, bajo la conducción del Dr. Jorge Linares Salgado. Desde el inicio de sus trabajos formales, el PUB se organizó en grupos de trabajo de tamaño relativamente pequeño, con el propósito de llevar a cabo sus tareas de manera más enfocada. Uno de esos grupos, bajo la coordinación de Ana Barahona, se identificó como "Genética, bioética y biodiversidad". Los propósitos originales del grupo se concentraron en torno al análisis interdisciplinario sobre la relación entre los procesos propios del ámbito de la genética y el origen y mantenimiento de la diversidad biológica, enfatizando el papel que las actividades de nuestra especie tienen en su deterioro, e incluso su pérdida irremediable.

Ya con la participación de Mario Casanueva López, nuestro grupo de trabajo cambió su nombre por el de "Herencia, bioética y biodiversidad". Con este cambio, deseábamos aludir al importante viraje de perspectiva que provocó nuestra revisión bibliográfica de materiales asociados con un tema que después ocuparía una posición central en nuestras orientaciones: la *teoría de construcción de nicho* (TCN) (Laland, Odling-Smee y Myles, 2010; Laland y O'Brien, 2011; Laland *et al.*, 2015). Este marco teórico tiene un origen claramente reconocible en la obra de un puñado de biólogos evolucionistas y ecólogos —casi todos ellos angloparlantes— de los siglos XX y XXI, con fuertes tendencias hacia la interdisciplina y a la reflexión sobre los fundamentos conceptuales de la ciencia. La TCN sostiene, de manera crucial, que los procesos evolutivos no sólo involucran la herencia genética —sostenida canónicamente por los famosos evolucionistas de la "Síntesis Moderna"— sino también una *herencia ecológica*, que se establece justamente por la *construcción de nichos ambientales* que está mediada por la



conducta y, en general, las actividades interactivas de los organismos que componen a todas las poblaciones de las distintas especies que habitan un bioma o ecosistema determinado. A partir de ese momento, nuestro interés en encontrar avenidas nuevas de análisis sobre la relación entre bioética y biodiversidad se potenció notablemente. En especial, advertimos que varios debates evolucionistas contemporáneos, los cuales involucran a la TCN de maneras partidarias pero también críticas, incorporaban múltiples relaciones con otros frentes académicos vinculados con preocupaciones bioéticas. Desde las aplicaciones directas al caso humano —por ejemplo, bajo el nombre de "teoría de construcción de nicho cultural"— hasta la postulación de puentes conceptuales con otros temas emergentes de discusión, como "epigenética", "plasticidad fenotípica" e incluso el ya maduro campo denominado "biología evolutiva del desarrollo ontogenético" ("evo-devo"), vislumbramos nuevos horizontes de reflexión interdisciplinaria, con elementos explícitamente bioéticos. En todos ellos, destaca el valor intrínseco de las delicadas relaciones ecológicas que existen dentro de los ensamblajes socioecológicos, y de la interacción causal multidireccional que sustenta tanto la diversidad biológica en sentido estricto, como las diversidades culturales de las que somos parte. Los conceptos de riesgo, vulnerabilidad, y *responsabilidad bioética* tomaron entonces para nosotros otro carácter; *el "nicho planetario" construido por el ser humano* —característica central del Antropoceno, sin duda— *afecta los frágiles equilibrios de la biodiversidad en su conjunto*. En el seminario, no llegamos a reanalizar directamente las ideas de Rachel Carson y de Barry Commoner (Carson, 1963; Commoner, 1971), quienes con sus libros sacudieron la conciencia juvenil de los años 1960 y 1970 en los países industrializados, predominantemente de habla inglesa. Pero al final de algunas sesiones de nuestros seminarios, nos preguntábamos: ¿acaso la TCN no es una manera más formal, decididamente evolucionista, de expresar algunos de los puntos centrales de aquellos tiempos inquietos del siglo pasado en Occidente?

Hacia 2015, se planteó la celebración de un taller académico, en el cual los miembros fundadores del grupo —así como un número reducido de colegas con una trayectoria previa en estudios filosóficos sobre ecología, biología evolucionista y áreas afines— pudieran reunirse a discutir sobre las diversas implicaciones de la TCN, y sobre los diversos usos (y abusos) que se han hecho de la noción misma de "construcción de nicho" (CN). Después de algunos meses

de preparativos, y con la participación de Rubén Madrigal Ceballos, el 15 de noviembre de 2016 se celebró el *Taller sobre Construcción de Nicho*, bajo el auspicio del PUB-UNAM, la UAM-Cuajimalpa, y algunas otras agrupaciones académicas asociadas con los organizadores (ver Figura 1). Reunidos en el Centro de Difusión Cultural "Casa Rafael Galván" (dependiente de la UAM), todos los participantes en el evento eventualmente contribuirían con su texto. Adicionalmente, uno de los organizadores (Casanueva López) invitaría posteriormente a dos colegas suyos —que no participaron en el taller— a contribuir con sendos trabajos (en ambos casos, abordando cuestiones relacionadas con sistemas agroecológicos, y utilizando versiones latinoamericanas del marco teórico marxista). Los textos presentados en el taller fueron enriquecidos con la discusión colectiva sobre el tema general del volumen y los autores reelaboraron los textos para su inclusión en el mismo.

* * *

La elección del título del libro, *Biofilosofías para el Antropoceno. La teoría de construcción de nicho desde la filosofía de la biología y la bioética*, ha pretendido no sólo enmarcar uno de los principales hilos conductores del taller académico que le dio lugar, sino también algunas de las perspectivas futuras que, como grupo académico dentro del PUB-UNAM, podríamos seguir.

Antes de complementar el presente texto introductorio, con un breve comentario sobre la organización del volumen y reseñas breves de cada uno de los capítulos, consideramos importante no soslayar el lugar que el PUB-UNAM ha dado en tiempo reciente a la reflexión sobre ecología y la crisis ambiental contemporánea, evidentemente con una orientación bioética. En una búsqueda simple, dentro de los archivos de las actividades recientes del PUB-UNAM, ubicamos que la conferencia magistral impartida el 6 de febrero de 2019 por el Dr. José Sarukhán Kermez —quien fungió como Rector de la UNAM en el periodo 1989-1997, y es reconocido como uno de los ecólogos iberoamericanos más destacados del siglo XX— dentro del ciclo *Diálogos con la bioética*, es un buen punto de referencia sobre la comprensión ecológica contemporánea ante las dimensiones bioéticas del problema ambiental en todos los países, de todos los continentes, sin excepción. Desde nuestro propio trabajo académico como grupo de investigación interesado





Figura 1. Cartel del *Taller sobre Construcción de Nicho*, evento organizado por el grupo de trabajo "Herencia, Bioética y Biodiversidad" del Programa Universitario de Bioética-UNAM (y organizaciones asociadas), el 15 de noviembre de 2016. El taller se celebró en la "Casa Rafael Galván", de la UAM. (Diseño: Rubén Madrigal Ceballos).

en la TCN, caracterizaríamos tal problema en términos de "los efectos de causalidad recíproca, y signo negativo, de la construcción de nicho humano global". En dicha conferencia —disponible en <https://youtu.be/KDFYpdyczLI>— Sarukhán presentó un análisis sobre "la relación entre ética y ecología" que, además, podría servir para trabajos académicos convergentes al nuestro, en los cuales se investigue la problematización bioética que los ecólogos mexicanos han hecho sobre el impacto de las profundas modificaciones ambientales antropogénicas en el territorio nacional. Aquí presentamos, entonces, un resumen breve —y algunos apuntes preliminares desde nuestra propia investigación interdisciplinaria sobre TCN— de la visión sarukhaniana sobre ética y ecología.

–A juicio de José Sarukhán, aunque la bioética nació en el contexto de la biomedicina, hoy su mayor relevancia ocurre en el contexto de la ecología. En su opinión, existen numerosos y muy graves impactos humanos sobre el ambiente; la especie humana es responsable de la pérdida de la biodiversidad y del cambio climático. Nuestros regímenes de producción y consumo de alimentos no son ecológicamente sustentables, y por tanto contribuyen a estos (y otros) problemas de manera significativa. Dichos regímenes se basan en una agricultura tecnificada de monocultivo, altamente dependiente de fertilizantes, y en dietas con cadenas de producción y consumo de alto impacto ambiental. Nuestras formas de vida —y, en particular, de captura o generación y distribución de alimentos— se han constituido en una de las mayores fuerzas ecológicas del planeta, cuyo efecto acumulado puede llevarnos a un punto-de-no-retorno que termine en la destrucción de los ecosistemas.

–Para Sarukhán, *nuestra era* —a la que algunos llaman *Antropoceno— debe asumir dos compromisos éticos: uno, para con otros miembros de nuestra especie, ya sean coetáneos o futuros, incluso de manera distante; y otro, para con nuestro entorno ambiental, al que debemos una relación de respeto y cuidado.* El primer compromiso deriva de nuestra pertenencia a una clase común; en este caso, la especie, aunque no siempre somos conscientes de que más allá de ser entidades individuales (i.e. simplemente personas con nombre y apellido), o históricas, o políticas, somos también miembros de la especie *Homo sapiens*. El segundo compromiso emana tanto de nuestra ingente capacidad



para impactar sobre el entorno, lo que conlleva las obligaciones de una acción responsable, como de nuestra hermandad con las otras especies. Nuestra común inserción en el proceso evolutivo nos vincula en distintos grados de parentesco genético con las especies con las que cohabitamos, y nos ubica en los mismos contextos ecológicos; ello nos otorga un compromiso por nuestra pertenencia a otra clase común —en este caso, el ecosistema.

Una idea central en la exposición de Sarukhán *es que ambos compromisos éticos no se contraponen*. Los ecosistemas son los escenarios donde las especies y su evolución ocurren, y las especies no se encuentran distribuidas al azar por el globo; éstas conforman patrones ecológicos. Los ecosistemas son tanto el lugar donde los mecanismos evolutivos forman y modifican las especies, como el entramado que les da sustento. Dañar a los ecosistemas es una manera muy eficaz de acabar con las especies. En consecuencia, por el bien de la propia especie, actuando como tal, debemos procurar no dañar a los ecosistemas.

–Dada la situación ecológica en que nos encontramos, Sarukhán plantea la apremiante necesidad de construir un discurso que, basado en información seria, firme, creíble y comprensible, permita convencernos de cuál es nuestro lugar, cuál la magnitud de nuestro impacto y cuál nuestro compromiso, con respecto a "la naturaleza", y nos mueva a la muy urgente empresa de supervivencia de la especie. *Señala que poco o nada es lo que los filósofos profesionales están haciendo para arrostrar el reto (bio)ético de nuestra era; urgió a los filósofos a la construcción de discursos y otras estrategias de acción que nos permitan reconocer nuestra obligación ética y actuar en consecuencia.* Es interesante destacar aquí que, durante la sección de preguntas y respuestas, *reconoció que ésta tarea es un asunto interdisciplinario, que nos compete a todos.*

Desde nuestro punto de vista, el alcance y maneras de actuación o funcionamiento de construcción de nicho, dentro de la TCN (o, incluso, fuera de ella) nos parece un tema de investigación crucial para entender —de manera conceptualmente sofisticada— nuestra relación con la naturaleza. Coincidimos con Sarukhán en la existencia de "dos compromisos éticos", así como en la urgencia de afrontar el reto por él planteado. Sin embargo, nos parece que una porción significativa

del marco epistémico-conceptual bajo el cual hoy día se viven, piensan, modelizan o gestionan los hechos, procesos o fenómenos pertinentes, es epistemológicamente deficiente. Nos referimos a dos aspectos nodales dentro del discurso con el que se pretende dirigir nuestras acciones para enfrentar los problemas ético-ecológicos de nuestra era.

Por un lado, la idea de que debemos buscar "formas de vida *sustentables*" se ha constituido en marco para guiar nuestras acciones y formas de vida. Sin embargo, la noción de "sustentabilidad" posee algunos vicios. La idea de sustentabilidad suele usarse sin previa caracterización, de manera vaga y un tanto trivial: si no tenemos formas de vida sustentables —i.e., que *ceteris paribus* permitan nuestra permanencia a un plazo tan largo como se desee— tarde o temprano nos extinguiremos como especie. En otras ocasiones, la noción simplemente se caracteriza de modo deficiente. A grandes rasgos y *mutatis mutandis*, se piensa como la consecución del desarrollo actual sin compromiso con las necesidades futuras. No obstante, así definido, el concepto no posee suficiencia empírica, pues en numerosas ocasiones no sabremos qué nos deparará el futuro y no podremos determinar su ámbito de aplicación. Adicionalmente, "sustentabilidad" es un concepto claramente antropocéntrico, pues está caracterizado en términos del desarrollo y las necesidades futuras de *Homo sapiens*, sin consideración hacia otras especies —como no sea en tanto necesarias para nuestra propia sustentabilidad. Si se trata de caracterizar el lugar de *Homo sapiens* en relación con el constructo teórico "naturaleza", y nuestra responsabilidad como seres humanos para con ella, un sesgo antropocentrista tenderá a obviar aspectos de la misma que no son relevantes para el humano, pero pueden serlo para otras especies.

Por otro lado, desde una perspectiva biofilosófica centrada en la TCN, encontramos también deficiencias con el marco conceptual donde se inserta el pensamiento ecológico vinculado a la idea de "naturaleza" —es decir, la "teoría estándar de la evolución" (TEE), descendiente directa de la "Síntesis Moderna". Mediante su énfasis en la "biología molecular del gen", la también llamada "teoría sintética de la evolución", otorga preponderancia, si no exclusividad, a la herencia genética por sobre otras formas de transmisión (o construcción) hereditarias —como la herencia ecológica, propia de la TCN, o bien la herencia epigenética y cultural, profesada por biólogas evolucionistas contemporáneas como Eva Jablonka y



Marion Lamb (2014). En nuestra opinión, la manera en que se está discutiendo acerca de la TCN en el contexto de la llamada "Síntesis Evolutiva Extendida" (SEE), constituye un marco más adecuado para plantear nuestra relación ética con los ecosistemas de la Tierra. Asimismo —y en especial, con la finalidad de generar teorías, modelos o metáforas que permitan afrontar el reto bioético, en contraposición al marco de la TEE— la TCN enfatiza la dualidad organismo-ambiente dentro del proceso evolutivo que considera que organismos y ambiente están co-determinados. En otras palabras, la TCN —y la SEE en conjunto— postulan que las especies no sólo evolucionan dentro de sus ambientes, sino también, y quizá de modo más relevante, establecen una relación indisoluble entre organismos y ambientes. La TCN atribuye preeminencia al nivel organísmico, pues son las acciones de los organismos las que constituyen sesgos ambientales de manera sistemática, construyendo nichos —en el sentido amplio del término, que incluye modificaciones de incremento en complejidad, así como cambios destructivos. Sin embargo, esto no implica que la TCN descuida las relaciones interniveles; de hecho, otorga gran importancia a las interacciones multiniveles y multiespecies. Como indicamos arriba, en relación a los conceptos de "herencia", la TCN amplía o expande el significado del término, con una clara implicación bioética, nuestros compromisos con la propia especie y con los ecosistemas mantienen dos anclajes fundamentales: mientras que heredamos los nichos construidos por nuestros ancestros, también somos responsables del ambiente que heredaremos a generaciones subsecuentes. Finalmente, la TCN no es antropocéntrica: no requiere de conocimiento de insondables condiciones futuras. Por estas razones, consideramos que el *dictum* que invita a "buscar formas de vida sustentables" —en resumen, la postura adoptada por Sarukhán en la conferencia *Ética y Ecología*— bien podría sustituirse por una llamado a "buscar formas de vida *que impliquen una construcción de nicho responsable*".

* * *

El libro está dividido en tres partes: en la Parte I, se presentan textos —cuatro en total— acerca de (i) la historia y fundamentos conceptuales de la TCN en el contexto del evolucionismo de los últimos dos siglos, así como (ii) análisis formales de la TCN desde el "estructuralismo sobre teorías" (i.e. "metateórico") en tanto

marco de referencia analítico-filosófico. De manera particular, la Parte I también incluye (iii) tratamientos sobre la importancia de la TCN y aproximaciones afines —algunas influenciadas por esquemas de corte marxista, en sus versiones latinoamericanas— para comprender la dinámica de los sistemas agroecológicos. La Parte II del libro ofrece un par de textos críticos que desafían, con argumentos diversos, a las comunidades que han mostrado entusiasmo (como nuestro grupo de trabajo en el PUB-UNAM) respecto a la "promesa explicativa" de la TCN, que ofrece innovación y superación de la "perspectiva estándar" en el evolucionismo actual, en lo que se refiere a la concepción evolucionista de la relación entre organismos y ambientes. Para contestar directamente a dichos textos, podrían ponerse en juego aproximaciones de etnografía de la ciencia, orientadas a desentrañar el papel que juega la TCN dentro de la SEE, para ubicar geopolíticamente las críticas que estos autores hacen no sólo a dicha teoría, sino también a los intentos de reemplazo de la TEE en general. Finalmente, la Parte III ofrece cuatro viñetas sobre las proyecciones que la TCN ha experimentado en ámbitos diversos: (i) la antropología biológica y ciertas configuraciones antropológicas interdisciplinarias, (ii) la biomedicina del cáncer, (iii) la biomedicina del "síndrome metabólico" y la obesidad, y (iv) la cognición individual-social que sustenta el fenómeno de la música.

Parte I

Esta sección inicia con el texto de Alejandro Fábregas Tejeda, quien de manera cuidadosa emplea herramientas de análisis histórico-conceptual para abordar la TCN, en su diálogo con dos marcos conceptuales que han llamado a entender la ontología de la síntesis moderna: la ya mencionada síntesis evolutiva extendida (SEE), y la teoría jerárquica de la evolución (TJE). Algunas de las preguntas que Fábregas Tejeda plantea en su texto se dirigen a la idea de que la biología evolutiva contemporánea es un campo de investigación y reflexión científica que, de acuerdo con autores como Niles Eldredge, es notoriamente difusa. ¿Qué es exactamente la biología evolutiva del siglo XXI?, se pregunta Fábregas Tejeda. ¿Cómo se han configurado los espacios epistémicos de este campo de estudio? ¿Cómo explican los diversos marcos conceptuales (TCN, TJE, SEE) la diversidad biológica y la evolución de las formas orgánicas, y en qué conceptos comunes descansan?



Mediante una revisión de trabajos de Waddington, Stanley Salthe, y el pensamiento jerárquico-evolutivo del siglo XX, el autor muestra cómo las ideas de los autores correspondientes influenciaron la formulación inicial de la TCN por parte de su artífice central (si bien no el más visible, especialmente en los últimos años): el ecólogo británico John Odling-Smee. Fábregas Tejeda sugiere que una vinculación con el marco conceptual de la TJE podría construir una guía heurística para la investigación empírica, teórica y de modelación matemática de la SEE. Su objetivo es dar los primeros pasos en el análisis comparativo entre la SEE y la TJE, utilizando a la TCN para trazar puentes dialógicos preliminares.

Los trabajos de Mario Casanueva en co-autoría con Rubén Madrigal, Lev Jardón, y Diego Méndez, son reflexiones acerca de la TCN desde especialidades filosóficas que no suelen aplicarse al tema; en ese sentido, constituyen algunas de las novedades principales del libro. En todos ellos, en mayor o menor medida se propone avanzar en el desarrollo de la teoría mediante la clarificación y/o la precisión conceptual; en esta medida, los tres trabajos se enmarcan en la tradición de la filosofía analítica, si bien dos de ellos están fuertemente influenciados por el discurso marxista.

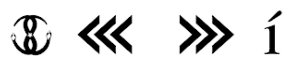
Estos tres trabajos pueden ser ubicados a lo largo de un gradiente, en cuanto al alcance y complejidad estructural de su ámbito de aplicación. Tal vez la nota común a todos es el planteamiento de estructuras complejas; mientras Jardón nos invita a recuperar un enfoque materialista-dialéctico para pensar la evolución de la relación naturaleza-cultura, Casanueva y Madrigal re-construyen la teoría de construcción de nicho a un nivel general, en tanto que Méndez emprende las vías para el desarrollo de un modelo concreto de evolución de nicho humano.

En el trabajo de Casanueva y Madrigal es posible identificar los marcos teóricos y metodológicos de la "corriente semanticista" en filosofía de la ciencia, también conocida como "concepción estructuralista" de las teorías científicas. Dichos marcos contienen dos rasgos centrales: en primera instancia, la idea de que una teoría es, en esencia, una determinada clase de modelos (en el sentido lógico del término); esto es, una interpretación que torna verdaderos determinados axiomas (las leyes de la teoría). En segundo lugar suponen una distinción fuerte entre "leyes fundamentales" y "leyes especiales". Los modelos de Casanueva y Madrigal se presentan bajo la forma de un diagrama de puntos o iconos y flechas, donde los puntos representan conjuntos de entidades, y las flechas

simbolizan funciones entre ellas. Para estos autores, un modelo que —de manera no trivial— pretenda integrar la evolución cultural, ecológica y genética tendrá una estructura compleja; como es de esperarse, algunas de las entidades postuladas poseen dicha estructura compleja, pues se trata de puntos o vectores multidimensionales.

La propuesta de Diego Méndez es dual: por un lado, plantea una herramienta para la construcción y reconstrucción de modelos empíricos que usa ideas y métodos de la teoría matemática de categorías y, por el otro, usa esta herramienta para presentar un modelo concreto de construcción de "nicho cultural humano" utilizando diversas ideas que abrevan del marxismo (al destacarse el papel otorgado a los medios de producción) y la biología (representada por enfoques poblacionales y multivariados). Es justo añadir, no obstante, que el autor no se circunscribe a estos aspectos, y logra conseguir un ensamblaje coherente de las dimensiones, genética, ecológica, y sociocultural. Mediante una descripción de un amplio espectro de casos a los que históricamente se ha aplicado o se podría aplicar la teoría de construcción de nicho (e.g. el cultivo del ñame en su relación con la incidencia de anemia falciforme y el sistema esclavista americano y su relación con el metabolismo de electrolitos, entre otros), Méndez señala algunas de las carencias y virtudes de los casos analizados en tanto modelos de estudio que permitan una recuperación completa, bajo un marco teórico coherente, desde las perspectivas cultural, ecológica y genética. De manera previa a la presentación del modelo, el autor introduce una serie de consideraciones formales que permiten dar lectura al formato diagramático bajo el que se presenta el modelo. El nivel de abstracción vertido en la construcción de su modelo es alto, pues lo que en su diagrama son puntos en realidad representan conjuntos de unidades, cada una de las cuales puede poseer una estructura de suyo compleja.

Para finalizar la Parte I, Lev Jardón realiza una integración del materialismo dialéctico y la teoría de construcción de nicho. Su texto construye un andamiaje conceptual con la intención de ilustrar y dar sustento a dicho enfoque. En opinión del autor, desde los orígenes de la teoría de la construcción de nicho puede identificarse una "concepción de la causalidad inspirada en el pensamiento dialéctico". El texto inicia señalando a la domesticación y a la agrobiodiversidad como modelos especialmente relevantes para tal integración; en ellos, la pregunta acerca del impacto de los modos de producción en la relación sociedad-naturaleza es un



territorio fértil para la articulación de conceptos biológicos y socioculturales. Jardón indica el soslayo con que se han tratado algunos aspectos de la propuesta original de la teoría de construcción de nicho, que atribuye a Richard Lewontin y Richard Levins —por ejemplo, la necesidad de superar la dicotomía organismo-ambiente. Al criticar la idea de nicho, presente en algunas propuestas contemporáneas que la conciben como la suma de las presiones de selección que actúan sobre una población, Jardón sigue a sus autores predilectos al reafirmar que la idea de evolución no se restringe a la acción de la selección natural; insiste en que el organismo y el ambiente "vienen a ser juntos" y diferencia tres diferentes tipos de ambientes: (i) selectivo, (ii) de desarrollo, y (iii) de conectividad. El autor señala también la importancia que para una concepción dialéctica de la evolución del par organismo-ambiente tendría el identificar con precisión qué es lo que cambia y cuánto cambia, tanto a nivel intra- como intergeneracional. En el contexto agrícola, nos dice Jardón, las condiciones a las que se adaptan los seres vivos, no dependen exclusivamente del entorno que pasivamente los contiene, sino de un medio ambiente que ha sido modificado mediante el trabajo de los humanos, tanto a nivel local como global, y en escalas diversas.

Parte II

La sección intermedia del libro abre con una contribución de Siobhan Guerrero McManus, que incluye a la TCN dentro del "giro post-dualista" en filosofía(s) de la biología y la naturaleza. Afirma su afinidad con posturas anti-dualistas como la teoría de los sistemas en desarrollo (DST) y la "epigenética extendida", así como con Evo-Devo/Eco-Evo-Devo y la "evolución en 4 dimensiones" (E4D) de Jablonka y Lamb. En la problematización más visible de este trabajo, la autora declara que —más allá de articular una nueva epistemología para la biología o una nueva arquitectura para la teoría evolutiva— lo que buscan estas posturas es "reflexionar a nivel metafísico-ontológico acerca de diversas nociones de naturaleza —humana y no humana". En esta misma vena ubica los proyectos ecomarxistas o las propuestas de Bruno Latour y Donna Haraway. El "giro post-dualista" implica, según Guerrero McManus, una reacción en contra de un conjunto de dicotomías o dualismos que suelen asociarse a la oposición entre lo natural y lo social —por ejemplo, al poner en entredicho la separación tajante a nivel metodológico entre




lo que suele considerarse la explicación causal en oposición a la comprensión interpretativa y a la cual le subyace cierta visión excepcionalista de lo humano. En su texto la autora busca explorar (ii) las posibles coincidencias que permitirían hablar de una nueva biología post-dualista; (ii) las diferencias que, sin embargo, existen entre estas varias posiciones y que emanan de las diversas formas de comprender a la ya mencionada dicotomía; y (iii) explorar posibles limitaciones de este nuevo consenso antidicotómico. Finalmente, Guerrero McManus afirma que dichas limitaciones pueden tener notables consecuencias biopolíticas.

El texto de Maximiliano Martínez vuelve a explicar en detalle lo que autores como Odling-Smee, Laland y colaboradores refieren como construcción de nicho: el proceso en el que los organismos, a través de su metabolismo y actividades, modifican su ambiente y el de otros seres vivos. Sin embargo, el texto de Martínez apunta una crítica a la TCN a través de una re-lectura de los textos de Gustavo Caponi y un grupo de críticos de la teoría encabezados por Manan Gupta, para argumentar en contra de la CN como factor equiparable a la selección natural (SN), y para declarar que la CN no es un proceso evolutivo negado en la síntesis moderna. Su objetivo es llamar la atención sobre varios problemas conceptuales que considera que la TCN enfrenta; estos incluyen lo que Martínez identifica como "confusiones interpretativas" derivadas de una imagen gráfica usada para representar la CN en contraposición a la SN en la teoría evolutiva clásica (i.e. la TEE). A pesar de que la construcción de nicho es un fenómeno ubicuo en la naturaleza y su importancia en la evolución es innegable, señala el autor, debe verse a la propuesta de la "Síntesis Evolutiva Extendida" (SEE) con precaución y ojo crítico, ya que existen argumentos que no se sostienen —como el que defiende que la CN es equiparable a la SN— o que son exageraciones: por ejemplo, la afirmación de que la CN fue una idea deliberadamente ignorada por el pensamiento evolucionista dominante durante la primera mitad del siglo XX.

Parte III

El tercero y último bloque de capítulos del libro comienza con la exposición de Bernardo Yáñez Macías Valadez sobre el "nicho biocultural humano" (NBCH). Yáñez apuesta en favor de una fusión entre los estudios sobre evolución huma-

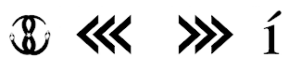


na y los territorios propios de las humanidades y las ciencias sociales, al proponer al NBCH como herramienta heurística para la construcción de tal fusión. A esta integración de disciplinas, el autor la concibe como un enriquecimiento conceptual centrado en los campos de la biología evolucionista y la bioantropología, pero que se extiende a disciplinas como la historia, la etnografía, la arqueología y la lingüística, además de establecer las relaciones ya descifradas con la genética/epigenética y la ecología. Yáñez asume la idea de las "cuatro dimensiones de la evolución" (genética, epigenética, cultural y simbólica), al estilo de Jablonka y Lamb, y considera que la CN implica sistemas de retroalimentación dinámicos de muy diversa naturaleza: sociales, materiales, ecológicos, fisiológicos, económicos, demográficos y culturales. Nuestro "nicho biocultural" incluiría, entonces, partes de los nichos construidos por los ancestros de nuestra especie. Yáñez sigue de cerca al antropólogo biológico Agustín Fuentes —posiblemente el especialista antropológico que más ha usado los argumentos de la TCN y la SEE para los fines de su disciplina— en el uso que aquél hace de la noción de "nicho humano" para explicar la evolución humana. Tanto Yáñez como Fuentes consideran que hace dos millones de años existieron cambios en nuestra forma de construcción de nicho que nos modificaron en tanto especie biológica, mediante dinámicas complejas y multivariadas. Yáñez también atiende a Fuentes en su invitación a una "antropología integrativa", donde campos tan variados como la anatomía, la fisiología, la sociología, la semiótica y las ciencias cognitivas se comuniquen entre sí. Considera fundamental reconocer la complejidad y multiplicidad que los humanos establecemos, tanto entre nosotros como con otras especies. Finalmente, Yáñez rescata dos significados de la palabra "nicho": en primer lugar, la idea de un espacio a ser ocupado (ya sea una abstracción que conjunta diversos parámetros bioculturales, o un espacio ecodinámico de presiones de selección); en segundo, la noción de "rol" (o "forma de vida", inclusive), que se juega en un determinado entorno, tal como éste es percibido por el organismo en cuestión.

En su intervención, Octavio Valadez Blanco ubica al cáncer como una "metáfora del mal"; una amenaza global que pone en peligro el avance de la modernidad. Valadez indica que esta enfermedad —o conjunto de enfermedades— transforma no sólo los cuerpos, sino las vidas, las instituciones, y la naturaleza de la investigación científica y tecnológica, al atravesar lo biológico y lo cultural

(tanto geográfica como temporalmente). El cáncer representa una carga económica y un malestar social que pone en jaque los servicios de salud y las oportunidades de acceso al trabajo. Debido a la complejidad de esta enfermedad —dice Valadez— su estudio recae en las ciencias biomédicas, clínicas y epidemiológicas, que definen, diagnostican, tratan o previenen la enfermedad en los sistemas de salud pública y privada, basadas en un discurso científico que resulta insuficiente. Para ejemplificar esta situación, el autor se refiere a la industria farmacéutica, los sistemas políticos de salud, y las organizaciones de afectados por la enfermedad. La lucha contra el cáncer es identificada por Valadez no sólo como una disputa entre modelos biológicos y tecnológicos, sino como un conflicto político y económico por el control y el manejo social de la enfermedad. Así, Valadez recupera la TCN para explicar la dinámica del cáncer como enfermedad compleja y socialmente construida. A través de la metáfora múltiple del "cuerpo como hábitat, cuerpo en el hábito, y cuerpo como habitante", el autor plantea tres momentos en los que la TCN converge en discursos que enfatizan el carácter interactivo de esta enfermedad. Su objetivo es entender y articular las transformaciones multiescalares asociadas al "Capitaloceno", y que han generado o expandido la epidemia global del cáncer, para repensar el modo en que podríamos no sólo criticar, sino mejorar y diseñar intervenciones más responsables.

Como parte de la corriente reduccionista que predominó la mayor parte de los años que duró el proyecto de secuenciación del genoma humano —cuando se esperaba que al conocer dicha secuencia se podrían resolver muchos problemas médicos en nuestra especie— surgieron estudios que asociaban alelos particulares a enfermedades específicas, y que asumían que dichas variaciones genéticas serían la clave para encontrar tratamientos efectivos. Una condición médica de gran interés para la salud pública, por sus proporciones epidémicas, fue el "síndrome metabólico"; éste incluye enfermedades como obesidad, hipertensión y diabetes. En su capítulo, Alonso y Barahona critican la narrativa reduccionista sobre el síndrome metabólico, y proponen que la interacción entre la constitución genética de los individuos y las condiciones ambientales —así como las relaciones de modificación que se dan en ambas direcciones entre estos dos elementos— pueden ofrecer una explicación más robusta al problema biomédico planteado por las condiciones de salud complejas. Haciendo uso de los elementos de la TCN, Alonso y Barahona proponen que es la interrelación entre los elementos cultura-



les, conductuales, socioeconómicos y biológicos lo que ofrece potencial para diseñar intervenciones de salud pública que permitan poner fin a este tipo de condiciones pandémicas.

La Parte III —y el libro en su conjunto— terminan con un texto dedicado a la música: un fenómeno que promueve la interacción y comunicación social como pocos dentro de la especie humana. Pero, ¿es la musicalidad una capacidad humana universal, o un subproducto de otras capacidades o funciones cerebrales? Para algunos autores, la musicalidad es considerada un producto de la selección natural y por lo tanto, una adaptación al entorno; otros autores consideran que la capacidad musical podría deberse al ejercicio de otras capacidades cognitivas, particularmente las lingüísticas. De ese segundo modo, la musicalidad no necesariamente sería una respuesta al medio, y por lo tanto no representaría una adaptación. En su texto, Ximena González Grandón trata de salvar la disyuntiva entre pensar a la musicalidad como producto de la evolución por selección natural y —por ende— como una adaptación cognitiva universal de competencia innata y de dominio específico, o bien pensarla como una irrelevancia evolutiva, al ser una capacidad parasítica de otras funciones cerebrales utilizadas para mecanismos lingüísticos. La autora sostiene que esta disyuntiva podría superarse si se piensa en colectividades que realizan prácticas que dan sustento a la musicalidad como una actividad social compleja, desde la interacción. Si la musicalidad es un proceso cognitivo que se articuló socialmente, su origen podría vincularse con la actividad grupal que interactúa tanto con el ecosistema como con la cultura material que tiene a su alcance. La estructuración social involucra el papel causal-evolutivo de la CN, así como el de la cultura material *per se*. De esta manera, según González, la TCN nos permite explicar la musicalidad como proceso social evolutivo, en donde el contexto en el cual surgen las prácticas motoras y corporizadas promueve el desarrollo de procesos sensoriomotores. A su vez, estas interrelaciones permitirían concebir una co-evolución biológico-cultural alrededor de la música, de una manera que no es posible en modelos adaptacionistas (como el de Miller) o no-adaptacionistas (como el de Pinker).

* * *



Los compiladores del libro *Biofilosofías para el Antropoceno. La teoría de construcción de nicho desde la filosofía de la biología y la bioética* agradecemos al Dr. Jorge Linares y a la Coordinadora actual del Programa Universitario de Bioética de la UNAM, Dra. Paulina Rivero Weber, por su hospitalidad para que el grupo de trabajo "Herencia, bioética y biodiversidad" se pudiese reunir mensualmente en sus instalaciones (antiguas y nuevas) para discutir diversos artículos académicos y comenzar a preparar el proyecto que llevaría a la publicación de este volumen. Los compiladores agradecemos además a la totalidad de las autoras/autores, por sus interesantes contribuciones y su amable paciencia durante el proceso de dictamen y edición de manuscritos. Finalmente, damos un crédito especial a la UNAM, por auspiciar la publicación del presente volumen, que esperamos sea apenas el primero en abordar las implicaciones bioéticas de la teoría de construcción de nicho en una era marcada por la modificación humana de los ambientes a lo largo y ancho del planeta Tierra.

Ciudad de México, septiembre de 2019

Referencias

Carson, R. (1962). *Silent Spring*. Boston: Houghton Mifflin.

Commoner, B. (1971). *The Closing Circle. Nature, Man, and Technology*. Nueva York: Knopf.

Crutzen, P.J., y Stoermer, E.F. (2000). The "Anthropocene." *Global Change Newsletter*, 41, 17–18.

Jablonka, E., y Lamb, M.J. (2014). *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life* (edición revisada). Cambridge: MIT Press.

Laland, K.N., Odling-Smee, J., y Myles, S. (2010). How culture shaped the human genome: bringing genetics and the human sciences together. *Nature Reviews Genetics*, 429, 137-148.

Laland, K.N., y O'Brien, M. (2012). Cultural niche construction: an introduction. *Biological Theory*, 6, 191-202.



Laland, K.N., Uller, T., Feldman, M.W., Sterelny, K., Müller, G.B., Moczek, A., Jablonka, E., y Odling-Smee, F.J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20151019.

PARTE I

Dos debates en torno a la *extensión* de la ontología de la Síntesis Moderna en el evolucionismo contemporáneo: trazando puentes dialógicos con la teoría de construcción de nicho

Alejandro Fábregas-Tejeda*

Resumen: La biología evolutiva contemporánea conforma un paisaje plural de diversos marcos conceptuales que disienten sobre la naturaleza, el alcance y la completitud de las ontologías de las teorías evolucionistas. En este trabajo se explora la posibilidad de emplear a la teoría de construcción de nicho (TCN), vista desde un contexto histórico-conceptual, como punto de anclaje para principiar el diálogo entre dos marcos conceptuales que han llamado a *extender* la ontología de la Síntesis Moderna: la Síntesis Evolutiva Extendida (SEE), un esfuerzo interdisciplinario que está ganando prominencia en el discurso científico internacional, y la teoría jerárquica de la evolución (TJE), postulada inicialmente por el paleontólogo Niles Eldredge hace más de treinta años y que, en el último lustro, se ha actualizado con el impulso de un grupo de biólogos evolutivos y filósofos de la biología. Mediante una revisión histórica, se exponen las influencias intelectuales que Conrad Hal Waddington, Stanley Salthe y el pensamiento jerárquico del siglo XX tuvieron sobre John Odling-Smee y la formulación inicial de la TCN. Ulteriormente, se analizan las implicaciones de la construcción de nicho en los procesos de intercambio de materia y energía y en las dinámicas macroecológicas, ámbitos que atañen a la jerarquía ecológica de la TJE. Por otra parte, un puente dialógico con la SEE permite considerar nuevas conexiones entre las dos jerarquías postuladas por la TJE. Del mismo modo, se abordan algunas dificultades que se suscitan al intentar acercar estos dos marcos conceptuales; particularmente, se presentan los problemas que acarrea la noción de herencia ecológica y, en general, las conceptualizaciones de herencia inclusiva de la SEE para la estructura de la TJE.
Palabras clave: evolucionismo, teoría de construcción de nicho, Síntesis Evolutiva Extendida, teoría jerárquica de la evolución, herencia ecológica, jerarquías, biología evolutiva.

* Instituto de Biología (Jardín Botánico), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Posgrado en Filosofía de la Ciencia, UNAM. Afiliación actual: Departamento de Filosofía I, Universidad Ruhr de Bochum, Alemania.



1. Los debates en torno a la extensión de la ontología de la síntesis moderna: los casos de la síntesis evolutiva extendida y la teoría jerárquica de la evolución

El paleontólogo estadounidense Niles Eldredge, célebre co-proponente de la teoría del equilibrio puntuado (véase Eldredge y Gould, 1972), ha declarado recientemente que la biología evolutiva contemporánea es "un campo de pesquisa científica notoriamente difuso"[1] (Eldredge, 2008: 10). La disciplina conforma un paisaje plural (en contraste, algunos biólogos preferirían llamarlo un "panorama brumoso") que engloba múltiples marcos conceptuales co-existentes y voces vehementes que disienten sobre la naturaleza, el alcance y la completitud de las ontologías[2] de las *teorías evolucionistas*[3] (*v. gr.* Oyama, 2000; West-Eberhard, 2003; Dieckmann y Doebeli, 2005; Nowak, 2006; Lynch, 2007; Fox-Keller, 2009; Wagner, 2011; Koonin, 2011; Shapiro, 2011; Winther *et al.*, 2013; Losos *et al.*, 2013; Jablonka y Lamb, 2014; Laland *et al.*, 2014; Seilacher y Gishlick, 2015; Craig, 2015; Laland *et al.*, 2015; Futuyma, 2015; Pievani, 2016a; Eldregde *et al.*, 2016; Welch, 2017; Charlesworth *et al.*, 2017). Incluso se ha disputado el estatus "unitario" de la biología evolutiva como disciplina científica; para algunos académicos, ésta no debería representarse como una *única* empresa dentro de las ciencias

[1] Salvedad: todas las traducciones presentes en el texto fueron emprendidas por el autor.

[2] Los filósofos de la ciencia reconocen que las teorías científicas se acompañan de ontologías definidas: i.e. qué cosas se consideran entidades "reales" (existentes en el mundo) y cómo éstas son valoradas y ponderadas (p. ej. qué es relevante y merece atención). Una ontología científica también excluye conceptos que son vistos como meras "invenciones", que podrían representar distracciones indeseadas o perniciosas en los derroteros de la investigación (véase Wagner, 2015). Las ontologías de las teorías biológicas también pueden ser ontologías de *procesos* (véase Dupré, 2012).

[3] Lejos de sostener que contamos con *una única visión legítima* para entender y explicar la evolución biológica (la pretensión hegemónica de algunos epígonos de la llamada "teoría estándar de la evolución", véase Dawkins, 2004; Lynch, 2007; Gupta *et al.*, 2017), concedo la existencia de múltiples teorías y marcos conceptuales relevantes que coexisten en la disciplina. Al afirmar lo anterior también me alejo de lo que C. Kenneth Waters (2014) ha denunciado como el "programa de investigación dominante" de la filosofía de la biología evolutiva que, desde una perspectiva monista, presupone que hay una "teoría central" que captura los rasgos generales y sobresalientes de la disciplina y, por tanto, sin tener que mirar a otro lado, provee de todo el material que resulta interesante para el análisis filosófico y/o histórico. Aquí Waters está aludiendo a la injerencia que Sober (1984) tuvo sobre la filosofía de la biología evolutiva (misma que se puede constatar, por ejemplo, en Okasha, 2006; Godfrey-Smith, 2009).



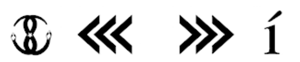
biológicas (véase Serrelli y Gontier, 2015). Empero, una pregunta histórico-epistemológica puede plantearse: *¿qué exactamente es la biología evolutiva en el siglo XXI*? Y en consonancia, surgen varias interrogantes complementarias que podrían abonar al esbozo de una respuesta: ¿Cómo se han configurado los espacios epistémicos[4] de ese campo de pesquisa científica tan notoriamente difuso? ¿Cómo y cuándo se volvieron tan difusos?[5] ¿Cómo se relacionan los diversos marcos conceptuales y las teorías que coexisten en el evolucionismo contemporáneo? ¿Cuáles son los puntos de confluencia y divergencia entre éstos? ¿Cómo explican la diversidad biológica y la evolución de la forma orgánica, y de qué conceptos comunes abrevan? ¿Es asequible la unificación del campo? ¿Es algo deseable o valioso (heurística o epistemológicamente) que deba intentarse, o esa pretensión unificadora es un mero atavismo de visiones filosóficas añejas? ¿Los biólogos evolutivos deberían, por el contrario, amparar posiciones pluralistas para explicar la diversidad de las formas orgánicas y su evolución en la historia de la vida?

Una característica común de un considerable número de estos marcos conceptuales que coexisten en el paisaje plural de la biología evolutiva contemporánea es que, en un ejercicio reflexivo explícito, se sitúan como interlocutores directos de la teoría estándar de la evolución (TEE),[6] con posturas y matices diferentes,

[4] La idea de "espacio epistémico" la retomo de un texto del biólogo teórico e historiador de la biología vienés Manfred Laubichler (2007), heredero de la tradición de epistemología histórica de las prácticas experimentales de Hans-Jörg Rheinberger. En dicho texto, para delinear una historiografía de la relación entre "ontogenia" y "filogenia", Laubichler alude a las transformaciones históricas de los objetos epistémicos (*sensu* Rheinberger, 1997) en dos sentidos: (i) el cambio en las condiciones materiales (objetos, prácticas experimentales, tecnología, instituciones, organización social de las actividades científicas); y (ii) el cambio en los contextos teóricos que atribuyen significado epistémico a los objetos. El "espacio epistémico" se refiere, entonces, al conjunto y combinatoria de esas transformaciones. En la biología evolutiva existen múltiples objetos epistémicos que se han transformado históricamente y, por lo tanto, sendos espacios epistémicos podrían rastrearse.

[5] Esta pregunta parte de la controvertible tesis historiográfica que afirma que, desde finales de los años cuarenta del siglo XX, la biología evolutiva se "homogeneizó" con la unificación teórica (primordialmente de la genética mendeliana, la teoría darwiniana de la selección natural y "el pensamiento poblacional" de Fisher, Haldane y Wright) propugnada por los arquitectos de la Síntesis Moderna de la evolución (véase Beatty, 1986; Smocovitis, 1996; Futuyma, 2015). Como dos ejemplos de la multiplicidad de críticas existentes a esta historiografía, véase Amundson (2005) y Delisle (2011).

[6] La TEE es la versión actualizada de la teoría sintética de la evolución que se enseña en los libros de texto de nivel universitario y es defendida por el *establishment* de la disciplina (véase, por ejemplo, Futuyma, 2013, 2017; Charlesworth *et al*., 2017).



pero distanciándose de ésta e interpelando sus capacidades explicativas. En ese tenor, un marco conceptual que destaca en la actualidad, por la atención y la expectativa que ha generado en el ámbito académico (*v. gr*. Craig, 2010; Laland *et al*., 2014; Laland *et al*., 2015) y en la prensa científica (*v. gr*. Grant, 2010; Zimmer, 2016; Kiger, 2016; Pennisi, 2016), es la así llamada "Síntesis Evolutiva Extendida" (SEE). El movimiento de la SEE, que públicamente comenzó con la aparición de un artículo en la revista *Evolution* escrito por el biólogo evolutivo y filósofo de la ciencia italiano Massimo Pigliucci (en donde el término "Síntesis Evolutiva Extendida" se acuñó; véase Pigliucci, 2007), alcanzó visibilidad internacional con un taller de discusión en el prestigioso Instituto Konrad Lorenz para la Investigación en Evolución y Cognición (Altenberg, Austria), organizado en julio de 2008 por Pigliucci y el embriólogo evolutivo Gerd B. Müller, quien, paralelamente, también había llamado a extender la TEE (véase Müller, 2007). El taller derivó en la publicación de un volumen asaz discutido y reseñado (véase Pigliucci y Müller, 2010a; *v. gr*. Witteveen, 2011; Reiss, 2012; Handschuh y Mitteroecker, 2012) y la concomitante reedición del libro clásico de Julian Huxley *Evolution: The Modern Synthesis* con un nuevo prólogo crítico (Huxley, 2010). A la publicación de estos volúmenes siguieron muchos artículos centrados en la discusión de los contornos, las limitaciones, los desafíos y los debates filosóficos suscitados por la SEE (*v. gr*. Love, 2013; Noble *et al*., 2014; Pigliucci y Finkelman, 2014; Martínez y Esposito, 2014; Noble, 2015; Laland *et al*. 2015; Pievani, 2016b; Fábregas-Tejeda y Vergara Silva, 2018a).

Para los proponentes de la SEE, la perspectiva estrecha y genocéntrica de la TEE (que encumbra a la selección natural como la fuerza evolutiva por antonomasia y a la genética de poblaciones como el enfoque analítico más importante, y se acompaña de supuestos auxiliares herméticos como el gradualismo filético, el extrapolacionismo *tout court* de los procesos microevolutivos para dar cuenta de los patrones macroevolutivos, un adaptacionismo aún predominante, un compromiso patente hacia el "externalismo", una visión lineal de la relación entre genotipos-fenotipos y un exiguo reconocimiento de la relevancia causal de los procesos ontogenéticos en la evolución biológica; véase Witteveen, 2011; Pievani, 2012; Mainschein y Laubichler, 2014), no es capaz de capturar "[…] toda la gama de procesos que dirigen la evolución. Entre las piezas ausentes se incluye cómo el desarrollo influencia la generación de variación (sesgos ontogenéticos);

cómo el entorno moldea directamente los rasgos de los organismos (plasticidad); y cómo los organismos trasmiten más que genes de una generación a otra (herencia extragenética)" (Laland *et al.*, 2014: 162). La SEE propone una *ontología extendida de procesos evolutivos*, enfatizando el rol detentado por los procesos constructivos en el desarrollo y la evolución (entre ellos, la construcción de nicho y la acomodación fenotípica), una concepción inclusiva de herencia transgeneracional que engloba varias formas de variación no genética (*v. gr*. herencia ecológica, herencia epigenética, herencia cultural), la existencia de tasas variables de cambio evolutivo, representaciones recíprocas de la causalidad, y se posiciona como una perspectiva teórica centrada en el *organismo*[7] (Laland *et al.*, 2015).

Para la SEE, una importante meta epistémica (*sensu* Brigandt, 2010)[8] es suministrar explicaciones mecanístico-causales de la evolución fenotípica (Pigliucci y Müller, 2010b); particularmente, explicaciones sobre el origen y el mantenimiento de variación fenotípica (a partir de fuentes genéticas y no genéticas) que está, al mismo tiempo, integrada funcionalmente con los sistemas ontogenéticos del organismo y es un potencial blanco de acción de la selección natural (Laland *et al.*, 2015). De manera complementaria, otra meta epistémica para los proponentes de este marco conceptual (véase Laland *et al.*, 2015) es la elucidación del papel que juega el organismo moldeando su propio desarrollo y evolución, y cambiando su entorno (y el de muchas otras especies vinculadas ecológicamente) con importantes y perdurables consecuencias evolutivas (un

[7] Éste es un punto especialmente importante, pues, después de muchas décadas de permanecer soterrado por el influjo genocéntrico de la Síntesis Moderna, la reconstitución del *organismo* en la ontología de la biología evolutiva (fungiendo tanto como *explanans* como *explanandum* de diversos fenómenos evolutivos) es un triunfo que no debe desdeñarse (véase Bateson, 2005; Etxeberria y Umerez, 2006; Nicholson, 2014).

[8] Las metas epistémicas, según ha argumentado el filósofo de la ciencia Ingo Brigandt (2010), aluden a problemas científicos complejos que se componen de un conjunto de preguntas relacionadas. Brigandt reconoce que las "metas epistémicas" son un sinónimo de lo que el filósofo de la biología Alan C. Love ha denominado como "agenda de problemas". Love (2010) ha sugerido una estructura erotética de la teoría evolutiva (es decir, atinente a la formulación de preguntas), en la que múltiples agendas de problemas exhiben relaciones complejas pero coordinadas. Cada meta epistémica o agenda de problemas está asociada con "criterios de adecuación" que, dado el estado del conocimiento empírico y conceptual de fondo, establecen estándares sobre lo que cuenta como una respuesta satisfactoria a esas preguntas que articulan las pesquisas científicas. Por ejemplo, una meta epistémica para la biología evolutiva del desarrollo (Evo-Devo), una destacada constelación interdisciplinaria dentro del paisaje del evolucionismo contemporáneo, es la explicación de la evolucionabilidad de los sistemas biológicos y de las innovaciones evolutivas.

análisis detallado de las metas epistémicas de la SEE, y otros aspectos epistemológicos de este marco conceptual, puede encontrarse en Fábregas-Tejeda y Vergara Silva 2018a). En ese sentido, la teoría de construcción de nicho (TCN) es un componente explicativo mayúsculo en la incipiente estructura de la SEE (Laland *et al.*, 2015).

Actualmente, la SEE está ganando prominencia en el discurso científico internacional: en 2016, un grupo interdisciplinario de más de 50 investigadores (entre los que se cuentan biólogos evolutivos, filósofos e historiadores de la biología y académicos provenientes de las ciencias sociales), capitaneados por el etólogo evolutivo Kevin N. Laland (Universidad de St. Andrews, Escocia) y el biólogo evolutivo Tobias Uller (Universidad de Lund, Suecia), recibió una subvención de más de ocho millones de dólares estadounidenses para un proyecto de tres años que tiene el objetivo de "poner las predicciones de la Síntesis Evolutiva Extendida bajo prueba" (más información puede encontrarse en http://extendedevolutionarysynthesis.com/); otros académicos de diversas disciplinas están incorporando a la SEE como un marco de trabajo para confeccionar explicaciones integrativas (véase el caso de la psicología y la cognición humana en Stotz, 2014; estudios de aprendizaje animal en Lindholm, 2015; el caso de la bioquímica en Vianello y Passamonti, 2016; y el caso de la antropología biológica y la etnografía en Fuentes, 2016; véase también Vergara Silva, 2016).

Es posible argumentar que la articulación preliminar de los componentes individuales de la SEE (herencia inclusiva, plasticidad fenotípica, biología evolutiva del desarrollo y teoría de construcción de nicho, según Laland *et al.*, 2015) constituye una *novedad*; lo que no es posible sostener, so pena de abdicar a décadas de trabajo historiográfico en la biología, es que la noción de "extender" la Síntesis Moderna (SM)[9] sea una *novedad*. Desde el advenimiento de la segunda mitad del siglo XX, numerosos desafíos y críticas a la ontología, epistemología y alcance explicativo de la SM surgieron desde diversas trincheras neontológicas

[9] Aquí debería precisarse que, al hablar de la 'extensión de la Síntesis Moderna', estoy aludiendo, en realidad, a la extensión de la "teoría sintética de la evolución" derivada de la SM. Como han argumentado diversos historiadores en las últimas décadas, la SM fue, principalmente, un movimiento librado en el ámbito social que derivó en la institucionalización de la biología evolutiva (con sociedades profesionales y revistas especializadas), y eso permitió la subsecuente hegemonía de ciertas líneas teóricas. Empero, para simplificar la exposición, continuaré aludiendo a la SM en el texto como un término subrogado de la teoría sintética de la evolución.

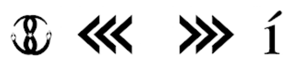


y paleontológicas: algunos llamando a expandir la teoría estándar (por ejemplo, reconociendo la acción de la selección natural a múltiples niveles; véase Okasha, 2006); otros propugnando por su *extensión* (al integrar subdisciplinas, entidades y/o procesos evolutivos previamente desatendidos o desestimados; *v. gr*. Waddington, 1969; Gould, 1980a; Bonner, 1982; Eldredge, 1985; Wicken, 1987); y una minoría instando al total abandono del marco teórico canónico para dar paso a enfoques radicalmente nuevos (para una visión de conjunto, véase Depew y Weber, 2013; Callebaut, 2010). En este trabajo, de todas las tentativas de *extensión* de la SM (previas a la SEE), destaco a la "Teoría Jerárquica de la Evolución" (TJE) de Niles Eldredge, publicada íntegramente por primera vez en su libro de 1985 *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought* (aunque con antecedentes importantantes en Eldredge y Salthe, 1984; Salthe 1985), por la relevancia que está cobrando en el paisaje plural de la biología evolutiva contemporánea al recibir el apoyo y esfuerzos de renovación teórica por parte de un considerable grupo de biólogos evolutivos, filósofos e historiadores de la biología (véase Eldregde *et al*., 2016; Autzen, 2016), organizados bajo el nombre de "Grupo de la Jerarquía" ("Hierarchy Group", *cfr*. http://hierarchygroup.com).

Para los defensores de la SEE, las palabras de Eldregde resultarán familiares y consonantes con sus objeciones a la TEE:

> [...] el problema con la teoría evolutiva contemporánea no es que el paradigma neo-darwiniano esencial sea incorrecto. El problema es que el *argumento de consistencia* de la Síntesis [...] es, en sí mismo, problemático. Ese argumento expresa que el paradigma neo-darwiniano nuclear (la teoría que trata del origen, el mantenimiento y la modificación de la estructura genética intrapoblacional) es consistente con *todos* los fenómenos evolutivos conocidos. Este credo, inocuo e innegable así como está, ha sido extendido para significar que el paradigma neo-darwiniano de la selección más la deriva, es *tanto necesario como suficiente* para explicar todos los otros fenómenos evolutivos conocidos. Mi posición aquí [...] es simplemente que el paradigma neo-darwiniano es necesario —pero no es suficiente— para esclarecer la totalidad de fenómenos evolutivos conocidos. Incluso podría no ser necesario para explicar ciertos fenómenos particulares (Eldredge, 1985: 119; cursivas añadidas).

El *argumento de consistencia* simbolizó un *desideratum* fundamental en los escritos tempranos de los arquitectos de la Síntesis Moderna (para un análisis,



véase Simpson, 1953; Gould, 1982; Beatty, 1986), pero, para Eldrege, pronto se convirtió en un recuento incompleto del "mobiliario del mundo biológico", que derivó en una ontología empobrecida (Eldredge, 1985). La SM, usando las palabras del historiador de la biología William Ball Provine (2001), involucró tanto una "síntesis" como una "constricción". De acuerdo a Eldredge (1985), la SM limitó su atención a sólo unas cuantas entidades biológicas involucradas causalmente en el proceso evolutivo: genes, organismos,[10] demos y especies (los taxa monofiléticos de alto rango taxonómico fueron marginados); por otro lado, las entidades ecológicas (p. ej. poblaciones como actores en la conversión y transferencia de materia y energía, comunidades y biotas regionales) fueron pasadas por alto. Eldredge (1985) esgrimió un argumento ontológico para impugnar el alcance explicativo de la SM: "[…] si queremos usar el paradigma neo-darwiniano para explicarlo todo, debemos destacar la existencia de algunas entidades biológicas e ignorar (incluso negar) la existencia de otras" (119). Este paleontólogo estadounidense propugnaba por una *ontología extendida* de entidades evolutivas relevantes y, en consecuencia, por una reestructuración de la teoría evolutiva. Eldredge esperaba que una ontología extendida aprehendería fidedignamente lo que él consideraba que subyace en la organización de la naturaleza: una *estructura jerárquica*[11] (Eldredge, 1985).

Para delinear la TJE, Eldredge postuló dos jerarquías discretas de composición anidada, interrelacionadas entre sí pero que no se superponen:

> Genes, organismos, demos, especies y taxa monofiléticos forman un sistema jerárquico anidado de individuos que están involucrados con el desarrollo, la retención y la modificación de la información instalada, en su base, en el genoma. Pero hay, al mismo tiempo, una jerarquía paralela de individuos ecológicos anidados —proteínas, organismos, poblaciones, comunidades y sistemas de biotas regionales—, que reflejan la organización económica y la integración

[10] En la reconstrucción que Eldredge (1985) hace de la ontología de la SM se incluye al *organismo*. Como se mencionó en una nota a pie previa, esta postura es ampliamente disputada por el trabajo historiográfico reciente (véase Nicholson, 2014; Wagner, 2015; Baedke, 2019).

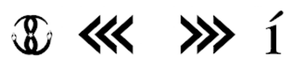
[11] Resalta Stephen Jay Gould (1980b: 151): "La Síntesis Moderna construyó su teoría sobre eventos de pequeña escala que ocurren dentro de poblaciones locales y, asumiendo un mundo suavemente continuo en lugar de jerárquico, argumentó por la extrapolación completa hacia millones de años y sobre las transiciones más importantes en la forma".

de los sistemas vivos. Los procesos dentro de cada una de estas dos jerarquías procesuales, más las interacciones entre estas jerarquías, en mi opinion, producen los eventos y los patrones que llamamos evolución (Eldredge, 1985: 7).

Entonces, la TJE desafiaba a la SM al proponer una *ontología extendida de entidades evolutivas* organizadas jerárquicamente. La composición inicial de los niveles de las dos jerarquías de la TJE se ha modificado y refinado en subsecuentes publicaciones (véase Eldredge, 2008; Tëmkin y Eldredge, 2015), pero las ideas principales de Eldredge permanecen: la jerarquía económica/ecológica se centra en la transferencia de materia-energía y en los procesos que conllevan a la supervivencia y, por otra parte, en la jerarquía genealógica/evolutiva ocurre la transmisión de información genética a través de la replicación o la reproducción. Eldredge (1985) señaló que la naturaleza interactiva de los diversos niveles que componen las jerarquías inclusivas de la TJE debe interpretarse con esquemas complementarios de causalidad ascendente y causalidad descendente[12] (véase también Pievani, 2016a; Tëmkin y Serrelli, 2016).

Como se puede constatar en la vision de las dos jerarquías, el marco conceptual de Eldredge buscaba la reintegración de la ecología dentro de la biología evolutiva (otro de los elementos escindidos durante la consolidación de la SM; véase Holt, 1995), pero sin subsumirla dentro del ordenamiento clásico "organismo-población-especie-ecosistema" (Eldredge, 1995). La revaloración de la ecología ocupa un lugar tan prominente en el pensamiento de Eldredge que éste, en aras de apuntalar a la TJE, propuso un modelo sobre las condiciones de estabilidad y los desencadenantes abióticos del cambio evolutivo: el modelo de "la cubeta que chapotea" ("Sloshing Bucket" en inglés; véase Eldredge, 2003). En este modelo, Eldredge (2003) nos invita a imaginar una cubeta rebosante de agua: las dos paredes de la cubeta serían, respectivamente, la jerarquía genealógica y la jerarquía ecológica. Para Eldredge (2003), en la historia de la vida sobre la Tierra, la magnitud de una perturbación ecológica (i.e. la magnitud de una sacudida de la cubeta) está relacionada causalmente con la magnitud de la respuesta evolutiva en

[12] La causalidad descendente se refiere a la idea de que "en un sistema estructurado jerárquicamente, la influencia causal puede, en ocasiones, moverse del todo a las partes, i.e. de manera descendente en la jerarquía" (Okasha, 2011: 49).



la jerarquía genealógica (por ejemplo, perturbaciones ecológicas localizadas, que análogamente representan sacudidas imperceptibles en la cubeta eldredgeana, producen recambios en las poblaciones con la llegada de conespecíficos que habitaban en las inmediaciones del área afectada; perturbaciones intermedias en ecosistemas regionales o locales desembocan en eventos de especiación; por otro lado, si la cubeta se sacude vigorosamente, como se supone que ocurre durante los períodos geológicos de extinción masiva, el cambio evolutivo ulterior es drástico, con salpicaduras considerables, incluyendo la desaparición de taxa supraespecíficos y el florecimiento de otros; véase también Brooks y Hobert, 2007; Eldredge, 2008; Pievani y Serrelli, 2013). En la TJE, las interacciones y vaivenes entre las dos jerarquías son cruciales para enmarcar las explicaciones de los sistemas biológicos y su historia en todas las escalas de organización (Pievani y Serrelli, 2013).

A primera vista, parecería que las ontologías de la TJE y la SEE son *complementarias*: la primera provee una *ontología extendida de entidades evolutivas*, mientras que la segunda propone una *ontología extendida de procesos evolutivos*. ¿Sería posible vincularlas para confeccionar explicaciones integrativas sobre los procesos y patrones (micro y macro-) evolutivos? ¿Existen tensiones no declaradas o elementos epistémicos compatibles en estos importantes marcos conceptuales que coexisten en el paisaje plural del evolucionismo contemporáneo, y que coinciden en que la ontología de la TEE está incompleta? En ese sentido, el filósofo de la biología Telmo Pievani, un importante teórico de la versión actual de la TJE, recientemente aseveró: "La biología evolutiva es, por sí misma, una disciplina científica en evolución, que demanda modelos explicativos pluralistas. Conceptos clave formulados por los partidarios de la SEE (…) podrían empatarse *perfectamente* con el marco de referencia multinivel propuesto por la teoría jerárquica" (Pievani, 2016b: 363; cursivas añadidas). Hasta la fecha, no se ha emprendido una comparación sistemática entre la SEE y la TJE (fuera de lo expuesto en Fábregas-Tejeda y Vergara Silva, 2018b), por lo que la aserción de Pievani no ha sido puesta bajo suficiente escrutinio. El objetivo que encauza el resto de este trabajo es dar algunos pasos en el análisis comparativo entre la SEE y la TJE, principiando el diálogo entre éstas. En aras de lograrlo, empleo a la teoría de construcción de nicho para trazar puentes dialógicos preliminares (y para denunciar

tensiones e incompatiblidades) entre la TJE y la SEE (secciones 2 y 3). Comenzaré la siguiente sección trazando puentes dialógicos desde la historia.

2. Historizando los puentes dialógicos entre la teoría jerárquica de la evolución y la síntesis evolutiva extendida: notas preparatorias

La TJE emergió en el contexto disciplinar de la naciente "paleobiología", cuando en su seno se estaba gestando una discusión identitaria (de diferenciación con la paleontología) en torno a la necesidad de transitar de los linderos de las ciencias ideográficas (concentradas primariamente en hacer reconstrucciones detalladas y sistemáticas de eventos históricos únicos e irrepetibles) a los de las ciencias nomotéticas (aquellas que buscan leyes, mecanismos, regularidades o patrones en los eventos recurrentes)[13] para estudiar problemas relacionados con la macroevolución (véase Gould, 1980b; Sepkoski, 2005; Turner, 2014). Importantes contribuciones teóricas, como la teoría del equilibrio puntuado (Eldredge y Gould, 1972) y la noción de "selección de especies" (Stanley, 1975), coincidieron con la aparición de métodos cuantitativos computacionales y modelos estocásticos que se emplearon para abordar la historia y los patrones de la diversidad en el eón Fanerozoico (*v. gr.* Raup *et al.*, 1973; Sepkoski, 1979), los patrones de extinción (Van Valen, 1973) y la evolución de la morfología (Raup y Gould, 1974). La proclamada "revolución paleobiológica" de la segunda mitad del siglo XX comenzó en los años setenta y se extendió hasta la siguiente década, con la participación de una enorme constelación de científicos importantes, entre los que se cuentan a Stephen Jay Gould, David Raup, Thomas Joseph Morton Schopf, Jack Sepkoski, James Valentine, Niles Eldredge y Elisabeth Vrba (véase Sepkoski, 2012 para una exposición histórica detallada). Esta pretendida "revolución paleobiológica" buscaba el regreso de su disciplina a lo que John Maynard-Smith (1984) había

[13] La SEE también tiene algunos ideales nomotéticos: busca caracterizar las "leyes de fuentes" ("source laws", *sensu* Sober, 1984) que subyacen en la generación de la variación fenotípica (que es sesgada por las propiedades, las dinámicas, la historia y los principios organizacionales de los sistemas ontogenéticos en interacción estrecha con el ambiente) sobre la que actúa la selección natural, para complementar las "leyes de consecuencia" ("consequence laws", *sensu* Sober, 1984) que tradicionalmente estudia la genética de poblaciones (véase Laland *et al.*, 2015).



denominado la "alta mesa" de la biología evolutiva. No sorprende, entonces, que la reestructuración teórica de la biología evolutiva fuera un ingrediente prioritario *en route* a la consecución de su objetivo (Gould, 1980a; Gould, 1980b; Eldredge, 1985;[14] Eldredge, 1995).

Además de compartir el espíritu renovador de los paleobiólogos (véase Eldredge, 1979), Niles Eldredge comenzó a prestar atención a las discusiones que estaban germinando en el ámbito de la teoría de la complejidad, en particular las exploraciones que científicos de diversas disciplinas (*v. gr.* Salthe, 1975; Allen y Starr, 1982) estaban emprendiendo sobre la naturaleza y las implicaciones de los sistemas jerárquicos en la biología (aspectos que incluso, para Eldredge, trasminaban a tópicos más amplios; véase Eldredge, 1983). Junto con Stanley N. Salthe y Elisabeth Vrba, Eldredge bosquejó los rudimentos de la TJE, que después articuló *in extenso* en su libro de 1985 (véase Vrba y Eldredge, 1984; Eldredge y Salthe, 1984; Salthe, 1985; también Eldredge, 2015, capítulo 6). Michael Ghiselin (1974) y David Hull (1976; 1980) fueron dos importantes influencias filosóficas adicionales para Eldredge, particularmente en la conceptualización de cada nivel de las dos jerarquías de su teoría como *individuos* (i.e. como entidades espaciotemporalmente acotadas), con nacimientos, historias y muertes (Eldredge, 1985).

Algunos académicos (véase Wu, 2013) consideran que desarrollos teóricos como la TJE o las visiones jerárquicas de los ecólogos de ecosistemas que se publicaron en esos mismos años (*v. gr.* O´Neil *et al.*, 1986) son instanciaciones de una misma "teoría jerárquica", que se remonta a las contribuciones seminales del polímata Herbert A. Simon sobre los atributos compartidos de los sistemas complejos (véase Simon, 1962 y sus publicaciones posteriores, p. ej. Simon, 1969). Sin demeritar la influencia que Herbert Simon tuvo en muchas de las discusiones epistemológicas y ontológicas sobre jerarquías en el siglo XX, es importante señalar que el pensamiento jerárquico en las ciencias biológicas tiene raíces profundas que no se agotan en las teorizaciones abstractas sobre la complejidad[15]

[14] Resulta interesante mencionar que el título tentativo del libro de Eldredge, antes de que fuera consignado en la imprenta en 1985 como *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*, era *The Integration of Evolutionary Theory* (véase el apartado de referencias en Vrba y Eldredge, 1984).

[15] Sin ir más lejos, el propio Eldredge, en los últimos años de su carrera, se dio cuenta de esto: en su libro *Eternal Ephemera: Adaptation and the Origin of Species from the Nineteenth Century Through Punctuated*

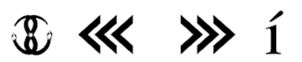
(véase Siqueiros y Umerez, 2007). Y es en estas raíces profundas que comienzan a vislumbrarse los puentes entre las historias de la TJE y la SEE.[16]

En las primeras décadas del siglo XX, un grupo interdisciplinario de biólogos, matemáticos y filósofos comenzó a reunirse en las afueras de la ciudad de Cambridge, dentro de la Gran Bretaña: buscaban consolidar los principios y la epistemología de una "biología teórica". Sus miembros fundadores fueron Conrad Hal Waddington, Joseph Henry Woodger, Joseph Needham, Dorothy M. Wrinch y John D. Bernal; otros participantes más esporádicos fueron Dorothy M. Needham, Karl Popper, Lancelot Law Whyte, Bertold Wiesner, George Alfred Barnard y Dorothy Crowfoot (véase Abir-Am, 1987 para un recuento detallado; véase también Peterson, 2016). Las discusiones del *Grupo de Biología Teórica*, como devino en llamarse,[17] gravitaban alrededor de dos nociones centrales para su pesquisa intelectual: el *organismo* como el elemento articulador de la biología y la idea de *organización* de los sistemas biológicos (Etxeberria y Umerez, 2006). Su visión filosófica centrada en el organismo, tildada genéricamente como "organicismo" en el Reino Unido (que también se desarrolló en otras latitudes del globo en esos mismos años, bajo diversos nombres y con matices propios, véase Baedke, 2019), representaba una ruptura en la oposición binaria entre mecanicismo *versus* vitalismo y, al incorporar elementos de ambas posturas, se presentaba como una perspectiva que permitía dirimir sus álgidos debates (Nicholson y Gawne, 2015). De raigrambre kantiana, el pensamiento organicista concebía al organismo como "un *todo* específico, en el cual las partes y sus acciones están relacionadas de

Equilibria and Beyond, reconstruye algunas raíces decimonónicas del pensamiento jerárquico en la obra de naturalistas que se oponían a la inmutabilidad de las especies, como Jean-Baptiste de Lamark y Giambattista Brocchi, entre otros (véase Eldredge, 2015). Brocchi, por ejemplo, señeramente concebía a las especies como si fuesen individuos (en el sentido que siglos después discutirían Ghiselin y Hull): trazó una analogía entre los nacimientos y las muertes de los individuos (y sus causas naturales), y los nacimientos y las muertes de las especies (y sus putativas causas naturales); con ello admitió la posibilidad del recambio de especies en la historia de la vida (Pancaldi, 1991; Dominici y Eldredge, 2010).

[16] Por constreñimientos de espacio, las raíces decimonónicas del pensamiento jerárquico no se explorarán con detalle en este ensayo. En el contexto del siglo XX, se dejarán fuera de la discusión al pensamiento sistémico de Paul Weiss y Ludwig von Bertalanffy, las discusiones sobre "Evolución Emergente" de Conwy Lloyd Morgan y muchas otras posturas jerárquicas.

[17] Esta designación es usual en el trabajo historiográfico, pero debe explicitarse que los miembros del grupo, mientras se reunían activamente, empleaban el nombre "Biotheoretical Gathering(s)" (véase, Abir-Am, 1987).



manera esencial entre ellas" (Haldane, 1930: 70). Para los organicistas, el estudio de la organización de los sistemas biológicos demandaba una vision jerárquica (Etxeberria y Umerez, 2006; Umerez, 2013). Destaca el influyente trabajo que Joseph Needham publicó en 1937, donde propone su concepción integrativa de los niveles de organización como formas sucesivas de orden en una escala de complejidad de estructura, centralización del control y autonomía de los sistemas (Needham, 1937). Joseph Henry Woodger publicó una tríada de artículos (Woodger, 1930a; 1930b; 1931) en los que argumentó que el concepto de *organismo*, entendido como un sistema jerárquico integrado en cuatro dimensiones (en donde las propiedades de las partes dependen de sus relaciones con el todo), era la llave para la unificación de la embriología con la genética. Contra lo que afirma el historiador Joe Cain (2000), el pensamiento jerárquico de Woodger (y otros organicistas) fue muy influyente en la historia de la biología del siglo XX (véase Gregg y Harris, 1964; Nicholson y Gawne, 2014) y permeó a diversas subdisciplinas (por ejemplo, al nacimiento de la sistemática filogenética de Willi Hennig; véase Rieppel, 2009).

¿Cómo están conectadas las discusiones del Grupo de Biología Teórica de Cambridge sobre jerarquías con desarrollos teóricos posteriores como la SEE? En primera instancia, a través de la figura del embriológo y genetista británico Conrad Hal Waddington. Dado que las contibuciones científicas de Waddington fueron tantas y en una multiciplicidad de disciplinas biológicas (véase Slack, 2002), merecerían un tratamiento sistématico para ser caracterizadas con justicia. Por lo anterior, ceñiré mi exposición a las ideas waddingtonianas que fueron influyentes en la formulación de la teoría de construcción de nicho.[18]

Los *leitmotivs* del organicismo (i.e. organismo, jerarquía, organización) atravesaron la obra de Waddington, como puede constatarse en su entendimiento del desarrollo de los organismos como un proceso jerárquico (Waddington, 1956b). El pensamiento jerárquico de Waddington está encarnado en su famosa metáfora visual, el paisaje epigenético, que le proporcionó un marco de referencia para

[18] Las importantes contribuciones de Waddington para la biología evolutiva del desarrollo, otro de los pilares teóricos de la SEE, no serán exploradas en este trabajo, pero véase Hall (1992) y Gilbert (2000). Adicionalmente, sus contribuciones en el tema de asimilación genética son relevantes para las discusiones de herencia inclusiva y plasticidad fenotípica de la SEE (véase Waddington, 1942; 1953; 1956a; 1959a).



comenzar a entender las bases genéticas del desarrollo embrionario y diferenciarlas de otras influencias causales (Bard, 2008), y que instauró una tradición pictórica que cruzó fronteras en las ciencias biológicas y antropológicas (Baedke, 2013). A lo largo de su carrera, Waddington siguió impulsado investigaciones empíricas y teorizaciones biológicas en concordancia con las directrices epistemológicas y ontológicas del organicismo que adoptó por su afiliación con el Club de Biología Teórica de Cambridge, aunque no siempre de forma exitosa (véase Peterson, 2011). A manera de ejemplo, Haraway (2004 [1976]: 60-63) argumenta que la idea de "creodas", i.e. las trayectorias abiertas y preferenciales en el paisaje epigenético, se remontan al pensamiento organicista-estructuralista del embriólogo y polímata británico.

Para Waddington (1959b), ni la genética en conjunción con la selección natural bastaban para explicar a cabalidad la evolución biológica: era necesario incorporar pespectivas sobre el cambio ontogenético y, adicionalmente, prestar atención a lo que él bautizó como "el sistema explotativo" ("exploitive system", en inglés). El sistema explotativo de Waddington se refiere a "[…] la capacidad de los animales de seleccionar, del rango abierto para ellos, los ambientes particulares en los que pasarán su vida y, por tanto, que tendrán una influencia en el tipo de presiones selectivas a las que estarán sometidos" (Waddington, 1975: 273). Waddington reconocía que esta capacidad de "escoger" que tenían algunos organismos era una causa última en la evolución: es más, Waddington presentaba al sistema explotativo como uno de los cuatro subsistemas (además del sistema genético, el sistema epigenético[19] y el sistema de selección natural) que interactúan en el proceso evolutivo con un estatus causal paritario (Plotkin, 1988). Waddington resaltaba que, para confeccionar una teoría evolutiva que incluyese sin minimizaciones al sistema explotativo, los biólogos deberían suplantar su visión de causalidad unidireccional por un esquema que admita la *reciprocidad causal* y la interdependencia de los distintos subsistemas:

[19] Recordemos que, para Waddington, el término "epigenética" y sus derivaciones se referían al análisis causal del desarrollo embrionario (véase Waddington, 1952), y no al sentido restringido empleado por los biólogos experimentales contemporáneos (*v. gr.* las modificaciones en los patrones de metilación y acetilación de las histonas en los genomas eucariontes que afectan los patrones de expresión de los genes).



> Es inadecuado pensar que la selección natural y la variación no están más profundamente conectadas entre sí que lo que sería un montón de piedras y el clasificador de grava sobre el que se arroje. Por el contrario, *tenemos que pensar en términos de secuencias causales circulares y no meramente unidireccionales*. En cualquier momento particular en la historia evolutiva de un organismo, el estado de cada uno de los cuatro subsistemas particulares ha sido determinado parcialmente por la acción de cada uno de los otros subsistemas. La intensidad de las fuerzas selectivas naturales es dependiente de la condición del sistema explotativo, de las flexibilidades y estabilidades que han sido construidas en el sistema epigenético, y así sucesivamente. [...] Ahora podemos ver que el sistema por el cual se produce la evolución tiene, en sí mismo, cierto grado de organización, en el sentido en el que *sus subsistemas están interactuando mutuamente y, de hecho, son mutuamente interdependientes* (Waddington, 1959b: 400; cursivas añadidas).

En la introducción de su monografía sobre la TCN, John Odling-Smee, Kevin Laland y Marcus Feldman (2003) reconocen explícitamente el papel que jugó Waddington (1959b; 1969) para comenzar a pensar en términos de "construcción de nicho". Dentro de su historiografía, sitúan a Waddington como un "precursor" de su teoría, pues él estaba pensando en "[...] las muchas maneras en que los organismos modifican sus propios entornos selectivos a lo largo de sus vidas, al escoger y cambiar sus nichos ambientales" (Odling-Smee *et al*., 2003: 29). La impronta de Waddington también se hace patente en la taxonomía de los dos tipos de construcción de nicho que Odling-Smee y colaboradores reconocen en el segundo capítulo de dicho volumen:

> Dos maneras en las que los organismos pueden cambiar los factores ambientales de sus nichos y las presiones selectivas a las que están expuestos son la *perturbación* y la *reubicación*. La perturbación ocurre si los organismos activamente cambian uno o más factores de sus ambientes en locaciones y tiempos específicos, al modificarlos físicamente. Atañe al impacto causal que los organismos podrían tener sobre su mundo. Por ejemplo, los organismos secretan compuestos químicos, explotan recursos y construyen artefactos. La reubicación se refiere a los casos en los que los organismos activamente se mueven en el espacio, no sólo eligiendo la dirección y/o la distancia en el espacio a través del que viajan, también, en ocasiones, eligiendo el tiempo en el que lo hacen. En este proceso de reubicación, los organismos se exponen a hábitats alternativos,



en distintos tiempos, y por ende a diferentes factores ambientales (Odling-Smee *et al.*, 2003: 44-45).[20]

La reubicación (*sensu* Odling-Smee *et al.*, 2003) es la reformulación del sistema explotativo delineado por Conrad Hal Waddington. La inclusión de Waddington como una de las figuras más importantes en la historia de la TCN podrá sorprender (o inquietar) a algunos filósofos o científicos coetáneos que consideren que Richard Lewontin es el único referente histórico relevante para hablar de "construcción de nicho" antes de los trabajos de Odling-Smee y colaboradores; sin embargo, las fuentes bibliográficas primarias no apoyan esa historiografía: John Odling-Smee discute ampliamente la ideas de Waddington (el sistema explotativo, entre otras) en sus trabajos tempranos sobre aprendizaje y evolución animal (véase Plotkin y Odling-Smee, 1979), al igual que en el artículo de 1988 donde acuña el término "construcción de nicho", además de introducir el concepto de "herencia ecológica",[21] y argumenta que la construcción de nicho debería reconocerse como un proceso evolutivo legítimo (Odling-Smee, 1988; véase también Odling-Smee, 1994). Al respecto, Odling-Smee discurre:

> [...] Waddington se dio cuenta que los organismos no sólo se sitúan en el extremo receptor de los *inputs* de selección natural de sus ambientes. Por el contrario, ellos seleccionan (en diversos grados) sus propios hábitats, seleccionan sus propias parejas, seleccionan y consumen recursos, generan detritos e incluso construyen partes de sus propios entornos (como nidos, madrigeras, senderos, presas o rastros de feromonas). Adicionalmente, muchos organismos seleccionan, protegen y aprovisionan varios entornos de asistencia y cuidados para su descendencia. Por lo tanto, argumentó Waddington, la evolución no sólo puede depender de los *inputs* de selección natural de los ambientes hacia los organismos; también debe depender de los *outputs* emitidos por

[20] En páginas posteriores, Odling-Smee y colaboradores hacen una subdivisión más fina de estos dos tipos de construcción de nicho, dependiendo de si los organismos *inician* (*inceptive niche construction*) o *responden* a un cambio en un factor ambiental (*counteractive niche construction*), terminando con cuatro categorías para el resto del libro: perturbación incoativa, perturbación para contrarrestar, reubicación incoativa y reubicación para contrarrestar (véase Odling-Smee *et al.*, 2003, capítulo 2).
[21] En Odling-Smee *et al.* (1996: 642) se presenta la idea del sistema explotativo de Waddington como una manera de encuadrar la herencia extragenética (i.e. la herencia ecológica para Odling-Smee): es decir, las presiones de selección modificadas por las actividades de los organismos que son legadas a sus descendientes.



> los organismos activos de vuelta a sus entornos. Waddington llamó a este componente de la evolución dependiente-del-fenotipo el "sistema explotativo" e hizo notar que había sido excluido de la Síntesis Moderna (Odling-Smee, 1988: 76).

Hay otros puentes con el pensamiento jerárquico del siglo XX presentes en ese texto pionero donde se acuñó la noción de construcción de nicho. Odling-Smee (1988) eligió la caracterización sistémica-jerárquica del concepto de nicho de Bernard Patten y G.T. Auble (1980; véase también Patten, 1982) como marco de referencia para formalizar las actividades de construcción de nicho de los organismos y las relaciones entre el organismo y su ambiente. Otrosí, Odling-Smee destaca la importancia de las jerarquías en la evolución y abraza una perspectiva abiertamente jerárquica en sus discusiones:

> La redescripción del juego coevolutivo [coevolución es la manera en la que Odling-Smee se refiere a las rondas sostenidas de construcción de nicho que inextricablemente ligan al organismo con su ambiente] en un nivel diferente introduce una jerarquía de empotramiento o de "cajas chinas" (Nelson, 1973; Simon, 1982), que cuando se extiende completamente se transforma en la jerarquía ecológica de la vida (Eldredge y Salthe, 1985; Salthe, 1985). En teoría, debería ser posible jugar el presente juego coevolutivo entre cualquier sistema vivo (taxón) y su ambiente relativo (ambienteplasma) en cualquier nivel de esta jerarquía, provisto que ambos sistemas coevolutivos sean correctamente identificados y que sus respectivos *inputs* y *outputs* sean correctamente descritos (Odling-Smee, 1988: 113; texto entre corchetes añadido).

Del fragmento anterior puede colegirse que Odling-Smee tomó en serio la perspectiva teórica de Eldredge y Salthe (que conoce y discute), y que admite la posible existencia de procesos de construcción de nicho en diversos niveles de la jerarquía ecológica (con subsecuentes bucles de coevolución). El pensamiento jerárquico de Odling-Smee también se transluce en diversos artículos escritos en coautoría con el epistemólogo, etólogo evolutivo y psicólogo Henry C. Plotkin[22]

[22] En este capítulo no exploraré la relación entre Henry C. Plotkin y Kevin Laland (pero véase Laland, 2017), uno de los principales impulsores de la TCN y el heraldo público de la Síntesis Evolutiva Extendida (primer autor de las publicaciones más importantes y líder del proyecto de la fundación John Templeton). Plotkin fue el asesor de la tesis doctoral de Laland y publicaron juntos muchos trabajos en la década de los noventa.



donde exploran modelos multinivel de la evolución (véase Plotkin y Odling-Smee, 1981a; Plotkin y Odling-Smee, 1981b) y, particularmente, en una pieza intitulada *Evolution: Its Levels and Its Units* (Odling-Smee y Plotkin, 1984).

La visión multinivel de la construcción de nicho de 1988 (junto con la terminología de Patten) fue abandonada por Odling-Smee y sus colaboradores en publicaciones posteriores (*v. gr.* Odling-Smee *et al.*, 1996), pero es importante enfatizar que, en sus orígenes, la TCN incluía perspectivas jerárquicas (vía Waddington, Patten, Eldredge y Salthe). Odling-Smee (1994) es una de las últimas publicaciones con una perspectiva abiertamente jerárquica para abordar los diferentes niveles de acción de la construcción de nicho que acarrean consecuencias evolutivas (ciclos de herencia ecológica y co-evolución multinivel). Las historias de la TJE y de la SEE se entrelazan en el organicismo (instanciado en el Grupo de Biología Teórica de Cambridge) de principios del siglo XX y en las primeras formulaciones de la teoría de construcción de nicho publicadas por John Odling-Smee.

En este trabajo propongo una historiografía enriquecida para pensar la historia de la TCN, que no se limita a resaltar a Richard Lewontin como el "precursor" inobjetable. En el texto aludido de Odling-Smee (1988), las referencias al trabajo de Lewontin se ciñen a sus críticas sobre la noción de adaptación (entonces imperante) de la SM (véase Lewontin, 1978; 1983; Levins y Lewontin, 1985). Son famosos los argumentos de Gould y Lewontin (1979) a favor del desacoplamiento conceptual entre la selección natural y la adaptación (en el sentido, atrincherado en la mente de biólogos y filósofos, de que la primera es una condición suficiente y *sine qua non* para alcanzar la segunda).[23] Las ideas de Lewontin que Odling-Smee rescata en su texto de 1988 subrayan el papel activo que juega el organismo encauzando su propia evolución: en la visión de la SM, los organismos se adaptan a su ambiente por conducto de la selección natural (como llaves en cerraduras prestablecidas), pero en la visión del biólogo evolutivo estadounidense "(…) los organismos no se adaptan a sus ambientes;

[23] Un ejemplo ilustrativo de esta visión lo encontramos en la exposición de Elliott Sober (2000: 85): "La característica *c* es una adaptación para realizar la tarea *t* en una población *si y sólo* si los miembros de esa población poseen *c* en la actualidad porque, ancestralmente, hubo selección para poseer *c*, y *c* confirió una ventaja en eficacia para realizar la tarea *t*" (cursivas añadidas).



ellos los construyen a partir de las partes y piezas del mundo externo" (Lewontin, 1983: 280). Lewontin propone reemplazar la "metáfora de la adaptación" por una nueva "metáfora de construcción" (Odling-Smee, 1988): los organismos y sus ambientes se co-construyen y se co-definen. En suma, Lewontin fue particularmente influyente para repensar la adaptación dentro de la TCN (que se entiende como un producto recíproco entre la acción de la selección natural y las consecuencias no alteatorias de rondas sostenidas construcción de nicho; véase Day *et al*., 2003). Lo que quiero destacar con lo anterior es que las contribuciones de Lewontin a la TCN (que sin duda fueron muy importantes) deben rastrearse, aquilatarse y evaluarse: no podemos quedarnos con el mito historiográfico que lo encumbra como el señero "precursor" de las ideas sobre construcción de nicho (que, si acaso, son remontadas directa y exclusivamente al pensamiento dialéctico).[24]

[24] En una entrevista reciente que sostuvieron Gordon Burghardt y Kevin Laland sobre la TCN, Burghardt pone sobre la mesa una remembranza de una interacción con Richard Lewontin que me gustaría transcribir: "Cuando la Universidad de Tennessee auspició las reuniones de la Sociedad para el Estudio de la Evolución en Knoxville en 2001, Dick [el hipocorístico del nombre de pila de Lewontin] fue el ponente invitado y dio una plática pública sobre la importancia de la construcción de nicho. Déjenme contar una anécdota de esa reunión como un movimiento hacia un punto más importante. Al final de las reuniones tuvimos una gran parrillada en el zoológico de Knoxville. Yo estaba caminando con Lewontin a través del zoológico y, a la luz de su ponencia, le pregunté que quién había escrito lo siguiente: "Los animales construyen la naturaleza para sí mismos de acuerdo a sus necesidades especiales". Sin interrumpir su paso de largas zancadas, Dick dijo que probablemente había sido Karl Marx. En realidad, había sido escrito por el consevador Jakob von Uexküll en su libro seminal *Umwelt and Innenwelt der Tiere (Environment and Inner World of Animals)* de 1909. Uexküll tuvo una enorme influencia sobre los etólogos tempranos, incluyendo a Lorenz, Tinbergen, Baerends y otros. Así que la idea de que los organismos construyen sus mundos, tanto perceptual como conductualmente, es de hecho bastante antigua, y bellamente ilustrada en el libro que von Uexküll publicó con Kriszat en 1934". (Burghardt y Laland, 2017). Jakob von Uexküll fue un polémico organicista alemán del Báltico (véase Nicholson y Gawne, 2015) cuyas ideas apenas están siendo revaloradas por historiadores y filósofos (véase, por ejemplo, Kull, 2004; Buchanan, 2008). Con la anécdota precedente quiero ilustrar que, así como Lewontin afirmó apresurada pero errádamente que la frase de Uexküll había sido pronunciada por Karl Marx, muchos filósofos de la biología y científicos son presas de un impulso historiográfico parecido: se apresuran a decir que todas las ideas relacionadas con la historia de la TCN provienen de Lewontin, si acaso de Marx o Engels. Con lo anterior no busco desestimar las lecturas marxistas de la TCN (que, sin duda, pueden resultar muy sofisticadas y filosóficamente interesantes), simplemente llamo la atención a no confundir la continuidad histórica entre dos ideas científicas con la resonancia que dos visiones científico-filosóficas puedan tener entre sí; la segunda no necesariamente implica a la primera.



Ahora procederé a analizar los aspectos compatibles e incompatibles entre la TJE y la SEE, vistos desde la óptica de la TCN.

3. Trazando puentes dialógicos entre la TJE y la SEE con la teoría de construcción de nicho

Después de Odling-Smee (1988) y (1994), la TCN alcanzó visibilidad internacional con un trabajo publicado en la revista *The American Naturalist,* escrito por Odling-Smee, Kevin Laland y Marcus Feldman (Odling-Smee *et al.*, 1996). El impulso de nuevos colaboradores condujo a investigar las ramificaciones y las consecuencias ecológicas y evolutivas de la construcción de nicho a través de modelos matemáticos (véase Laland *et al.*, 1996; 1999; Kerr *et al.*, 1999). Los desarrollos posteriores de la TCN (como el concepto de "nicho evolutivo") aparecieron *in extenso* en la monografía de 2003 (véase Odling-Smee *et al.*, 2003), que trajo consigo fama, debates, seguidores y furibundos detractores (véase, por ejemplo, Keller, 2003; Laland *et al.*, 2004).

Bajo la perspectiva de la TCN, los organismos no se conceptualizan como meros vehículos de transmisión de información genética: éstos modifican sus ambientes circundantes a través de su metabolismo, sus actividades y elecciones con importantes consecuencias ecológicas y evolutivas (Odling-Smee *et al.*, 2003; Odling-Smee *et al.*, 2013). En la TCN, los organismos tienen cierta potestad causal guiando los derroteros de su propia evolución: la construcción de nicho modifica y estabiliza los estados ambientales de manera no aleatoria, imponiendo, por tanto, sesgos sistemáticos en las presiones de selección que actuán sobre ellos mismos y sobre otras especies (Laland *et al.*, 2015; Laland *et al.*, 2016). Debido a que otros contenidos específicos de la TCN se abordarán con suficiente detalle en diversos capítulos de este libro, no ahondaré en ellos y pasaré directamente al tema de esta sección.

Como se dijo anteriormente, la TCN es un componente explicativo mayúsculo dentro de la SEE (*vide supra*; Laland *et al.*, 2015). ¿Cómo podría representar un acercamiento, un puente dialógico, entre la SEE y la TJE? No soy el primero en sugerir que la versión actual de la TCN podría vincularse con la TJE y, en consecuencia, explorarse bajo marcos jerárquicos (véase Pievani, 2016a; aunque, si prestamos atención a la historia, sería más bien un retorno al enfoque que la TCN



tenía en sus comienzos). En la TJE se enfatiza que los procesos ecológicos (especialmente las dinámicas macroecológicas) encauzan los procesos de cambio en la evolución biológica (véase Lieberman *et al.*, 2007; Eldredge, 2008; Miller III, 2008). Por otro lado, la construcción de nicho tiene profundos efectos en la ecología a múltiples escalas: por ejemplo, alterando la distribución y la abundancia de los organismos y de las relaciones tróficas, cambiando la influencia de las especies clave del ecosistema y modulando el flujo y la conversión de materia-energía (Laland *et al.*, 1999). La construcción de nicho también puede alterar las tasas evolutivas, provocar desfases temporales de respuesta a las presiones selectivas y generar dinámicas cíclicas (Laland *et al.*, 2016). Las implicaciones macroecológicas de la construcción de nicho se manifiestan con el establecimiento de "redes de ingeniería" en comunidades y ecosistemas, que modifican, por ejemplo, la resiliencia de los ecosistemas (Laland *et al.*, 1999). En ese tenor, la construcción de nicho podría vincular las teorizaciones sobre la función ecosistémica y su evolución: las actividades constructuras de nicho de los organismos podrían moldear los canales bióticos a través de los cuales fluyen los procesos biogeoquímicos (véase Cooper *et al.*, 2016). Adicionalmente, la construcción de nicho puede tener injerencia causal interespecífica en un ecosistema, permitiendo la coevolución directa o difusa de multiples especies y, con ello, cambiar sustancialmente la estabilidad y las dinámicas de los ecosistemas en escalas temporales micro y macroevolutivas (Laland *et al.*, 2015). Con todo lo expuesto, podríamos pensar que la construcción de nicho representa nuevos vínculos, nuevos enlaces, entre la jerarquía ecológica y la jerarquía genealógica.

Para Pievani, la construcción de nicho es un buen ejemplo de agua chapoteando en la cubeta de las jerarquías gemelas de la TJE: "Las presiones selectivas vienen de la jerarquía ecológica, afectando la supervivencia diferencial en las poblaciones de organismos. Pero los organismos pueden transformar activamente sus entornos por razones adaptativas y así construir nuevos nichos ecológicos que serán el marco de las presiones selectivas para las futuras generaciones" (Pievani, 2016b: 35). Sumado a lo anterior, él propone que existen bucles de retroalimentación y procesos recursivos en diferentes escalas de las jerarquías, que podrían desembocar en una visión de "construcción nicho multinivel" (Pievani 2016b). Como Manfred Laubichler y Jürgen Renn han afirmado, la TCN carece "[…] de una concepción claramente definida sobre cómo los sistemas en múltiples

escalas interactúan entre ellos, donde algunos sean definidos como internos al nivel organizacional de estudio y algunos sean definidos como el contexto o el ambiente" (Laubichler y Renn, 2015: 567). Parece que el primer paso para vincular a la SEE con la TJE sería (re)desarrollar una TCN multinivel. Una visión de TCN multinivel podría ser de utilidad para repensar la causalidad dentro de la SEE e incorporar otros esquemas epistémicos (véase Martínez y Esposito, 2014).

Empero, también existen tensiones considerables entre algunos aspectos de la TCN y la TJE. Para la TCN, hay dos legados que los organismos heredan de sus ancestros: su genoma y un entorno modificado con presiones selectivas asociadas que han sido moldeadas por rondas previas de construcción de nicho, *i.e.* la herencia ecológica (HE; véase Odling-Smee *et al.*, 2003). La HE afecta las dinámicas evolutivas (Odling-Smee *et al.*, 2013; Laland *et al.*, 2016) y contribuye a la similitud entre progenitores y progenie a través de la reconstitución de nichos ontogenéticos, un aspecto crítico para el desarrollo de muchos organismos multicelulares y la recurrencia de los caracteres a lo largo de las generaciones (Badyaev y Uller, 2009). La HE está inmersa en la noción de "herencia inclusiva" de la SEE (véase Laland *et al.*, 2015) y se ha vuelto central para expandir la restringida noción de herencia de la SM (Danchin *et al.*, 2011). Se ha argumentado que la HE difiere de la herencia genética en multiples características (Odling-Smee, 1988; Odling-Smee, 1994; Odling-Smee, 2009; Odling-Smee y Laland, 2011): (i) La HE es transmitida por los organismos a través de la modificación del ambiente y no mediante la "reproducción"; (ii) la HE no depende, bajo ninguna instancia, de la "replicación ecológica" o de la acción de algún tipo de replicador discreto, depende enteramente, por el contrario, de rondas sostenidas de construcción de nicho; (iii) en contraste con la transmisión biparental de alelos que ocurre sólo una vez por cada evento reproductivo en las poblaciones sexuales, la HE es transmitida continuamente de múltiples organismos a múltiples organismos distintos, intra e intergeneracionalmente, a lo largo de la vida de éstos; y (iv) el parentesco genético no es una precondición de la HE (los organismos no tienen que estar en la misma vecindad genealógica o filogenética ni compartir un determinado número de alelos). Como los organismos sólo deben estar vinculados por la ecología, la HE puede ser vertical, horizontal u oblicua (Odling-Smee, 1994). Estas características únicas de la HE complican la vinculación de la TJE con la SEE.



En la TJE, la jerarquía genealógica, centrada en la conservación y transmisión de la información a través de la reproducción o la replicación, involucra sistemas genéticos: el nivel microevolutivo de los genes está anidado en el nivel de los organismos, que, a su vez, son componentes de demos locales, etcétera (Eldredge, 1985; Eldredge, 2008; Parravicini y Pievani, 2016). La jerarquía ecológica, por otra parte, engloba todas las interacciones "económicas": aquellas que garantizan la superviviencia e involucran transferencia de materia y energía; los organismos están anidados dentro de poblaciones locales conespecíficas (avatares), que son parte de biocenosis y ecosistemas locales, etcétera (Eldredge, 2008; Pievani, 2016a; Cooper *et al.*, 2016). Si la HE no implica reproducción ni replicación e involucra distintos procesos de aquellos supuestos por la transmisiónn de información genética, ¿dónde exactamente encaja en las dos jerarquías interrelacionadas de la TJE? ¿Está camuflada en algún nivel de la jerarquía genealógica? O, por el contrario, ¿se alinea dentro o en las inmediaciones de la jerarquía ecológica? ¿Son las dos jerarquías, en todo tiempo y escala, "no coincidentes"? (como aseveran Pievani y Serrelli, 2013: 396). Por tanto, ¿la herencia ecológica desafía la ontología de la TJE? Problemas similares para la TJE emergen cuando consideramos los distintos canales de herencia extra-genética que se aceptan dentro de la SEE (véase Laland *et al.*, 2015): ¿dónde situar a la herencia epigenética o a la herencia cultural en las dos jerarquías "ontológicamente reales" (al menos pretendidamente) de la TJE?

A pesar de estas tensiones (o posibles incompatiblidades), considero que la vinculación con el marco conceptual de la TJE puede ser una guía heurística para la investigación en la SEE. Los científicos podrían investigar (téorica, empírica o computacionalmente) qué pasa con la construcción de nicho (y otros procesos importanes para la SEE, como la acomodación fenotípica y los sesgos ontogenéticos) durante la estasis morfológica, la especiación, los pulsos de recambio transgeneracionales (*sensu* Vrba, 1985; 1993) o durante las exitinciones masivas (todos los anteriores son elementos importantes para las explicaciones dentro de la TJE). Un ejemplo productivo de esta vinculación lo encontramos en Jackson (2019), quien propone directrices para estudiar la plasticidad fenotípica y la asimilación genética en el registro fósil.

Este texto constituye un esfuerzo preliminar que busca establecer puentes dialógicos entre la SEE y la TJE, empleando únicamente a la TCN para trazarlos (o para detectar tensiones e incompatibilidades). En aras de puntualizar nuevos



puentes dialógicos y desavenencias conceptuales, esfuerzos adicionales deberán analizar las concepciones de causalidad de estos marcos conceptuales, su concepto de *organismo,* sus posturas contrastantes en el debate entre "externalismo" e "internalismo" (*sensu* Godfrey-Smith, 1996), cómo configuran las explicaciones sobre los procesos y patrones macroevolutivos, entre otros aspectos (véase Fábregas-Tejeda y Vergara Silva 2018b). Quizá en el futuro no se debería buscar *trazar* puentes dialógicos en el evolucionismo contemporáneo, sino *trenzarlos*: la imagen de hebras entrelazadas podría resultar adecuada para pensar en la naturaleza del diálogo que se requiere en el paisaje plural de la biología evolutiva contemporánea. Hilvanar el diálogo desde dos direcciones, con contribuciones recíprocas que se entrelacen progresivamente, hasta trenzarse.

4. Agradecimientos

Me gustaría agradecer, en primera instancia, a Mario Casanueva, Ana Barahona y Rubén Madrigal por la invitación a participar en el "Taller de Construcción de Nicho" (15 de noviembre de 2016; Centro de Difusión Cultural Casa Rafael Galván, Universidad Autónoma Metropolitana) y por todas las gestiones que emprendieron en la organización del evento. Continuando en ese sentido, agradezco las labores editoriales de Ana Barahona, Mario Casanueva y Francisco Vergara Silva que desembocaron en la publicación de este volumen. Agradezco también a Paco Vergara, mi asesor y colega, por todo su apoyo académico y por ser el interlocutor más importante que tengo para discutir el paisaje plural de la biología evolutiva contemporánea (y su compleja historia, llena de escondrijos interesantes). De igual forma, agradezco a todos los asistentes del "Taller de Construcción de Nicho" por las discusiones que fomentaron, dentro y fuera de la Casa Rafael Galván. Algunas de las ideas expuestas en este texto forman parte de un artículo más amplio de comparación entre la SEE y la TJE: Fábregas-Tejeda, A., y Vergara Silva, F. (2018b). Hierarchy Theory of Evolution and the Extended Evolutionary Synthesis: some epistemic bridges, some conceptual rifts. *Evol Biol*, 45, 127-139. Mis reflexiones sobre la TJE y la SEE también se enriquecieron a raíz de mis interacciones con los miembros del Grupo de la Jerarquía durante el evento internacional "Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective" (22-23 de septiembre de 2016; National Academy of Sciences, Washington, D.C. y NOVA,



Annandale, VA): agradezco a Telmo Pievani, Ilya Tёmkin, Emanuele Serrelli, Andrea Parravicini, Francesco Suman, Warren D. Allmon, T. Ryan Gregory, Stefan Linquist y Mihaela Pavličev.

Referencias

Abir-Am, P. (1987). The Biotheoretical Gathering, Trans-disciplinary Authority and the Incipient Legitimation of Molecular Biology in the 1930s: New Perspective on the Historical Sociology of Science. *Hist Sci*, 25, 1-70.

Allen, T.F.H., y Starr, T.B. (1982). Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. Chicago, eua: University of Chicago Press.

Amundson, R. (2005). The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought. Cambridge, eua: Cambridge University Press.

Autzen, B. (2016). Leveling up. *Science*, 353, 1505 doi:10.1126/science.aah6873.

Badyaev, A.V., y Uller, T. (2009). Parental effects in ecology and evolution: mechanisms, processes and implications. *Philos Trans R Soc B*, 364, 1169-1177.

Baedke, J. (2013). The Epigenetic Landscape in the Course of Time: Conrad Hal Waddington's Methodological Impact on the Life Sciences. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 44, 756-773.

Baedke, J. (2019). O organism, where art thou? Old and new challenges for organism-centered biology. *J Hist Biol*, 52(2), 293-324.

Bard, J.B.L. (2008). Waddington's Legacy to Developmental and Theoretical Biology. *Biol Theory*, 3, 188-197.

Bateson, P. (2005). The return of the whole organism. *J Biosci*, 30, 31-39.

Beatty, J. (1986). The Synthesis and the Synthetic Theory. En W. Bechtel (Ed.), *Integrating Scientific Disciplines* (pp. 125-135). Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers.

Bonner, J.T. (Ed.). (1982). *Evolution and Development*. Berlín, Alemania: Springer-Verlag.

Brigandt, I. (2010). Beyond reduction and pluralism: toward an epistemology of explanatory integration in biology. *Erkenntnis*, 73, 295-311.

Brooks, D.R., y Hoberg, E.P. (2007). Darwin's Necessary Misfit and the Sloshing Bucket: The Evolutionary Biology of Emerging Infectious Diseases. *Evo Edu Outreach*, 1, 2-9.



BUCHANAN, B. (2008). *Onto-Ethologies: The Animal Environments of Uexküll, Heidegger, Merleau-Ponty, and Deleuze*. Albania: State University of New York Press.

BURGHARDT, G.M., y Laland, K. (2017, Jun 19). Deconstructing Niche Construction: A Conversation between Gordon Burghardt and Kevin Laland. *This View of Life*. Recuperado de https://evolution-institute.org/article/deconstructing-niche-construction/

CAIN, J. (2000). Woodger, Positivism, and the Evolutionary Synthesis. *Biol Philos*, 15, 535-551.

CALLEBAUT, W. (2010). The Dialects of Dis/Unity in the Evolutionary Synthesis and Its Extensions. En M. Pigliucci, y Müller, G.B. (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 443-481). Boston, EUA: The MIT Press.

CHARLESWORTH, D., Barton, N.H., y Charlesworth, B. (2017). The sources of adaptive variation. *Proc Biol Sci*, 284, 20162864 doi: 10.1098/rspb.2016.2864.

COOPER, G.J, El-Hani, C.N., y Nunes-Neto, N.F. (2016). Three Approaches to the Teleological and Normative Aspects of Ecological Functions. En N. Eldredge, T. Pievani, E.M. Serrelli, y I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective* (pp. 103-124). Chicago, EUA: University of Chicago Press.

CRAIG, L. (2010). The so-called extended synthesis and population genetics. *Biol Theory*, 5, 117-123.

CRAIG, L.R. (2015). Neo-Darwinism and Evo-Devo: An Argument for Theoretical Pluralism in Evolutionary Biology. *Perspect Sci*, 23, 243-279.

DANCHIN, E., Charmantier, A., Champagne, F.A., Mesoudi, A., Pujol, B., y Blanchet, S. (2011). Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nat Rev Genet*, 12, 475-486.

DAWKINS, R. (2004). Extended Phenotype– But Not *Too* Extended. A Reply to Laland, Turner and Jablonka. *Biol Philos*, 19, 377-396.

DAY, R.L., Laland, K.N., y Odling-Smee, F.J. (2003). Rethinking Adaptation: The Niche Construction Perspective. *Perspect Biol Med*, 46, 80-95.

DELISLE, R.G. (2011). What was really synthesized during the evolutionary synthesis? A historiographic proposal. *Stud Hist Philos Biol Biomed Scie*, 42, 50-59.

DEPEW, D.J., y Weber, B.H. (2013). Challenging Darwinism: Expanding, Extending, Replacing. En M. Ruse (Ed.), *The Cambridge Encyclopedia of Darwin*



and Evolutionary Thought (pp. 405-411). Cambridge: Cambridge University Press.

DIECKMANN, U., y Doebeli, M. (2005). Pluralism in evolutionary theory. *J Evol Biol*, 18,1209-1213.

DOMINICI, S., y Eldredge, N. (2010). Brocchi, Darwin, and Transmutation: Phylogenetics and Paleontology at the Dawn of Evolutionary Biology. *Evo Edu Outreach*, 3, 576-584.

DUPRÉ, J. (2012). *Processes of Life. Essays in Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press.

ELDREDGE, N. (1979). Alternative approaches to evolutionary theory. *Bull Carnegie Mus Nat Hist*, 12, 7-19.

ELDREDGE, N. (1983). Knowing the need for the need to know. *Nature*, 301, 639.

ELDREDGE, N. (1985). *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Oxford: Oxford University Press.

ELDREDGE, N. (1995). *Reinventing Darwin. The Great Debate at the High Table of Evolutionary Theory*. Nueva York, EUA: John Wiley & Sons.

ELDREDGE, N. (2003). The Sloshing Bucket: How the Physical Realm Controls Evolution. En J.P. Crutchfield, y P. Schuster (Eds.), *Evolutionary Dynamics: Exploring the interplay of selection, accident, neutrality, and function* (pp. 3-32). Oxford: Oxford University Press.

ELDREDGE, N. (2008). Hierarchies and the Sloshing Bucket: Toward the Unification of Evolutionary Biology. *Evo Edu Outreach*, 1, 10-15.

ELDREDGE, N. (2015). *Eternal Ephemera: Adaptation and the Origin of Species from the Nineteenth Century Through Punctuated Equilibria and Beyond.* Nueva York, EUA: Columbia University Press.

ELDREDGE, N., y Gould, S.J. (1972). Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism. En T.J.M. Schopf (Ed.), *Models in Paleobiology* (pp. 85-115). San Franscisco, EUA: Freeman, Cooper, & Co.

ELDREDGE, N., y Salthe, S.N. (1984). Hierarchy and Evolution. En R. Dawkins, y M. Ridley (Eds.), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology 1* (pp. 182-206). Oxford: Oxford University Press.

ELDREDGE, N., Pievani, T., Serrelli, E., y Tëmkin, I (Eds.). (2016). *Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.



Etxeberria, A., y Umerez, J. (2006). Organización y Organismo en la Biología Teórica. ¿Vuelta al Organicismo? *Ludus Vitalis*, 14, 3-38.

Fábregas-Tejeda, A., y Vergara Silva, F. (2018a). The emerging structure of the Extended Evolutionary Synthesis: where does Evo-Devo fit in? *Theory Biosci*, 137, 169-184.

Fábregas-Tejeda, A., y Vergara Silva, F. (2018b). Hierarchy Theory of Evolution and the Extended Evolutionary Synthesis: Some Epistemic Bridges, Some Conceptual Rifts. *Evol Biol*, 45, 127-139.

Fox-Keller, E. (2009). Self-Organization, Self-Assembly, and the Origin of Life. En A. Barberousse, M. Morange, y T. Pradeu (Eds.), *Mapping the Future of Biology: Evolving Concepts and Theories* (pp. 131-140). Nueva York, EUA: Springer.

Fuentes, A. (2016). The Extended Evolutionary Synthesis, Etnography, and the Human Niche: Toward an Integrated Anthropology. *Curr Anthropol*, 57, S13-S26.

Futuyma, D.J. (2013). *Evolution*, 3ra edición. Sunderland, EUA: Sinauer Associates Inc.

Futuyma, D.J. (2015). Can Modern Evolutionary Theory Explain Macroevolution? En E. Serrelli, y N. Gontier (Eds.), *Macroevolution. Explanation, Interpretation and Evidence* (pp 29-85). Suiza: Springer International Publishing.

Futuyma, D.J. (2017). Evolutionary biology today and the call for an extended synthesis. *Interface Focus*, 7(5), 20160145 doi: 10.1098/rsfs.2016.0145.

Ghiselin, M.T. (1974). A radical solution to the species problem. *Syst Zool*, 25, 536-544.

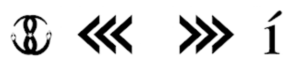
Gilbert, S.F. (2000). Diachronic Biology Meets Evo-Devo: C.H. Waddington's Approach to Evolutionary Developmental Biology. *Amer Zool*, 40, 729-737.

Godfrey-Smith, P. (1996). *Complexity and the Function of Mind in Nature*. Cambridge: Cambridge University Press.

Godfrey-Smith, P. (2009). *Darwinian Populations and Natural Selection*. Oxford: Oxford University Press.

Gould, S.J. (1980a). Is a New and General Theory of Evolution Emerging? *Paleobiology*, 6, 119-130.

Gould, S.J. (1980b). The promise of paleobiology as a nomothetic, evolutionary discipline. *Paleobiology*, 6, 96-118.



GOULD, S.J. (1982). Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory. *Science*, 216, 380-387.

GOULD, S.J., y Lewontin, R. (1979). The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proc R Soc*, 205, 581-598.

GRANT, B. (2010). Should evolutionary theory evolve? *The Scientist*, 24, 24-31.

GREGG, J.R., y Harris, F.T.C. (Eds.) (1964). *Form and Strategy in Science. Studies Dedicated to Joseph Henry Woodger on the Occasion of his Seventieth Birthday*. Dordrecht, Holanda: D. Reidel Publishing Company.

GUPTA, M., Prasad, N.G., Dey, S., Joshi, A., y Vidya T. N. C. (2017). Niche construction in evolutionary theory: the construction of an academic niche? *J. Genet*, 96(3), 491-504.

HALDANE, J.S. (1930). *The Sciences and Philosophy*. Londres, Inglaterra: Hodder & Stoughton.

HALL, B.K. (1992). Waddington's Legacy in Development and Evolution. *Amer Zool*, 32, 113-122.

HANDSCHUH, S., y Mitteroecker, P. (2012). Evolution- The Extended Synthesis. A research proposal persuasive enough for the majority of evolutionary biologists? *Human Eth B*, 27, 18-21.

HARAWAY, D. J. (2004 [1976]). *Crystal, Fabrics, and Fields. Metaphors That Shape Embryos*. Berkeley, EUA: North Atlantic Books.

HOLT, R.D. (1995). Linking species and ecosystems: Wheres Darwin? En C.G., y J.J. Lawton (Eds.), *Linking Species and Ecosystems* (pp. 273-279). Nueva York, EUA: Chapman & Hall.

HULL, D.L. (1976). Are species really individuals? *Syst Zool*, 25, 174-191.

HULL, D.L. (1980). Individuality and Selection. *Ann Rev Ecol Syst,* 11, 311-332.

HUXLEY, J. (2010). Evolu*tion: The Modern Synthesis*—The Definitive Edition. Boston, EUA: The MIT Press.

JABLONKA, E., y Lamb, M.J. (2014). *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life* (Revised Edition). Cambridge, EUA: The MIT Press.

JACKSON, I.S.C. (2019). Developmental bias in the fossil record. *Evol Dev*, e12312, doi:10.1111/ede.12312.

KELLER, L. (2003). Changing the world. *Nature*, 425, 760-770.



KERR, B., Schwilk, D.W., Bergman, A., y Feldman, M.W. (1999). Rekindling an old flame: A haploid model for the evolution and impact of flammability in resprouting plants. *Evol Ecol Res*, 1, 807-833.

KIGER, P.J. (2016, Dic 13). Is it Time for Our Understating of Evolution to Evolve? *HowStuffWorks*. Recuperado de http://science.howstuffworks.com/life/evolution/extended-evolutionary-synthesis-theory.htm

KOONIN, E.V. (2011). *The Logic of Chance: The Nature and Origin of Biological Evolution*. Nueva Jersey, EUA: FT Press.

KULL, K. (2004). Uexküll and the post-modern evolutionism. *Sign System Studies*, 32, 99-114.

LALAND, K.N. (2017). *Darwin's Unfinished Symphony: How Culture Made the Human Mind*. Princeton, EUA: Princeton University Press.

LALAND, K.N., Odling-Smee, F.J., y Feldman, M.W. (1996). On the Evolutionary Consequences of Niche Construction. *J Evol Biol*, 9, 293-316.

LALAND, K.N., Odling-Smee, F.J., y Feldman, M.W. (1999). Evolutionary Consequences of Niche Construction and their Implications for Ecology. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 96, 10242-10247.

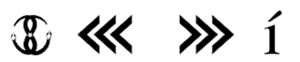
LALAND, K.N., Odling-Smee, J., y Feldman, M.W. (2004). Causing a commotion. Niche construction: do the changes that organisms make to their habitats transform evolution and influence natural selection? *Nature*, 429, 609.

LALAND, K., Uller, T., Feldman, M.W., Sterelny, K., Müller, G.B., Moczek, A., Jablonka, E., Odling-Smee, J., Wray, G.A., Hoekstra, H.E., Futuyma, D.J., Lenski, R.E., Mackay, T.F., Schulter, D., y Strassmann, J.E. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, 514, 161-164.

LALAND, K., Uller, T., Feldman, M.W., Sterelny, K., Müller, G.B., Moczek, A., Jablonka, E., y Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 282, 1019 doi: 10.1098/rspb.2015.1019.

LALAND, K., Matthews, B., y Feldman, M.W. (2016). An introduction to niche construction theory. *Evol Ecol*, 30, 191-202.

LAUBICHLER, M.D. (2007). Does History Recapitulate Itself? Epistemological Reflections on the Origins of Evolutionary Developmental Biology. En M.D. Laubichler, y J. Maienschein (Eds.), *From Embryology to Evo-Devo: A History of Developmental Evolution* (pp. 13-33). Cambridge, EUA: The MIT Press.



Laubichler, M.D., y Renn, J. (2015). Extended evolution: A conceptual framework for integrating regulatory networks and niche construction. *J Exp Zool B Mol Dev Evol*, 324, 565-577.

Levins, R., y Lewontin, R.C. (1985). *The Dialactical Biologist*. Cambridge, EUA: Harvard University Press.

Lewontin, R.C. (1978). Adaptation. *SciAm*, 239, 156-169.

Lewontin, R.C. (1983). Gene, Organism and Evironment. En D.S. Bendall (Ed.), *Evolution from Molecules to Man* (pp. 273-285). Cambridge: Cambridge University Press.

Lieberman, B.S., Miller III, W., Eldredge, N. (2007). Paleontological patterns, macroecological dynamics and the evolutionary process. *Evol Biol*, 34, 28-48.

Lindholm, M. (2015). DNA Dispose, but Subjects Decide. Learning and the Extended Synthesis. *Biosemiotics*, 8, 443-461.

Losos, J.B., Arnold, S.J., Bejerano, G., Brodie III, E.D., Hibbett, D., Hoekstra, H.P., Mindell, D.P., Monteiro, A., Moritz, C., Orr, H.A., Petrov, D.A., Renner, S.S., Ricklefs, R.E., Soltis, P.S., Turner, T.L. (2013). Evolutionary Biology for the 21st Century. *PLoS Biol*, 11(1), e1001466 doi:10.1371/journal.pbio.1001466.

Love, A.C. (2010). Rethinking the Structure of Evovlutionary Theory for an Extended Synthesis. En M. Pigliucci, y G. B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 403-441). Boston, EUA: The MIT Press.

Love, A.C. (2013). Theory is as Theory Does: Scientific Practice and Theory Structure in Biology. *Biol Theory*, 7, 325-337.

Lynch, M. (2007). *The Origins of Genome Architecture*. Sunderland, EUA: Sinauer Associates.

Maienschein, J., y Laubichler, M. (2014). Exploring Development and Evolution on the Tangled Bank. En R.P. Thompson, y D.M. Walsh (Eds.), *Evolutionary Biology: Conceptual, Ethical, and Religious Issues* (pp. 151-171). Cambridge: Cambridge University Press.

Martínez, M., y Esposito, M. (2014). Multilevel Causation and the Extended Synthesis. *Biol Theory*, 9, 209-22.

Maynard-Smith, J. (1984). Paleontology at the high table. *Nature*, 309, 401-402.

Miller III, W. (2008). The Hierarchical Structure of Ecosystems: Connections to Evolution. *Evo Edu Outreach*, 1, 16-24.



Müller, G.B. (2007). Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nat Rev Genet*, 8, 943-949.
Needham, J. (1937). *Integrative Levels: A Revaluation of the Idea of Progress*. Oxford: Clarendon Press.
Nicholson, D.J. (2014). The Return of the Organism as a Fundamental Explanatory Concept in Biology. *Philos Compass*, 9(5), 347-359.
Nicholson, D.J., y Gawne, R. (2014). Rethinking Woodger's Legacy in the Philosophy of Biology. *J Hist Biol*, 47, 243-292.
Nicholson, D.J., y Gawne, R. (2015). Neither logical empiricism nor vitalism, but organicism: what the philosophy of biology was. *Hist Philos Life Sci*, 37, 345-381.
Noble, D., Jablonka, E., Joyners, M.J., Müller, G.B., Omholt, S.W. (2014). Evolution evolves: physiology returns to centre stage. *J Physiol*, 592, 2237-2244.
Noble, D. (2015). Evolution beyond neo-Darwinism: a new conceptual framework. *J Exp Biol*, 218, 7-13.
Nowak, M.A. (2006). *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*. Cambridge, EUA: Harvard University Press.
Odling-Smee, F.J. (1988). Niche-constructing Phenotypes. En H.C. Plotkin (Ed.), *The Role of Behavior in Evolution* (pp. 73-132). Cambridge, EUA: The MIT Press.
Odling-Smee, F.J. (1994). Niche Construction, Evolution and Culture. En T. Ingold (Ed.), *Companion Encyclopedia of Anthropology* (pp.162-196). Londres, Inglaterra: Routledge.
Odling-Smee, F.J. (2009). Niche Construction in Evolution, Ecosystems and Developmental Biology. En A. Barberousse, M. Morange, y T. Pradeu (Eds.), *Mapping The Future of Biology* (pp. 69-91). New York, EUA: Springer.
Odling-Smee, F.J., y Plotkin, H.C. (1984). Evolution: Its Levels and Its Units. *Behav Brain Sci*, 7, 318-320.
Odling-Smee, F.J., Laland, K.N., y Feldman, M.W. (1996). Niche Construction. *Am Nat*, 147, 641-648.
Odling-Smee, F.J., Laland, K.N., y Feldman, M.W. (2003). *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton, EUA: Princeton University Press.
Odling-Smee, J., y Laland, K.N. (2011). Ecological Inheritance and Cultural Inheritance: What Are They and How Do They Differ? *Biol Theor*, 6, 220-230.



Odling-Smee, J., Erwin, D.H., Palkovacs, E.P., Feldman, M.W., Laland, K.N. (2013). Niche construction theory: a practical guide for ecologists. *Q Rev Biol*, 88, 4-28.

Okasha, S. (2006). *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford: Oxford University Press.

Okasha, S. (2011). Emergence, hierarchy and top-down causation in evolutionary biology. *Interface Focus*, 2, 49-54.

O'Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B., y Allen, T.F.H. (1986). *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton, EUA: Princeton University Press.

Oyama, S. (2000). *The Ontogeny of Information. Developmental Systems and Evolution*, 2ª edición. Durham: Duke University Press.

Pancaldi, G. (1991). *Darwin in Italy: Science Across Cultural Frontiers*. Bloomington, EUA: Indiana University Press.

Parravicini, A., y Pievani, T. (2016). Multi-level human evolution: ecological patterns in hominin phylogeny. *J Anthropol Sci*, 94, 167-182.

Patten, B.C. (1982). Environs: Relativistic elementary particles of ecology. *Am Nat*, 110, 179-219.

Patten, B.C., y Auble, G.T. (1980). Systems Approach to the Concept of Niche. *Synthese*, 43, 155-181.

Pennisi, E. (2016). Templeton grant funds evolution rethink. *Science*, 352, 394-395.

Peterson, E. L. (2011). The excluded philosophy of evo-devo? Revisiting Waddington's failed attempt to embed Alfred North Whitehead's "organicism" in evolutionary biology. *Hist Philos Life Sci*, 33, 301-332.

Peterson, E. L. (2016). *The Life Organic: The Theoretical Biology Club and the Roots of Epigenetics*. Pittsburgh, EUA: University of Pittsburgh Press.

Pievani, T. (2012). An Evolving Research Programme: The Structure of Evolutionary Theory from a Lakatosian Perspective. En A. Fasolo A (Ed.), *The Theory of Evolution and Its Impact* (211-228). Italia: Springer-Verlag.

Pievani, T. (2016a). How to Rethink Evolutionary Theory: A Plurality of Evolutionary Patterns. *Evol Biol*, 43(4), 446-455.

Pievani, T. (2016b). Hierarchy Theory and the Extended Synthesis Debate. En N. Eldredge, T. Pievani, E.M. Serrelli, y I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary Theory:*



A Hierarchical Perspective (351-364). Chicago, EUA: University of Chicago Press.

PIEVANI, T., y Serrelli, E. (2013). Bucket thinking: the future framework for evolutionary explanation. *Contrastes*, 18, 389-405.

PIGLIUCCI, M. (2007). Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*, 61, 2743-2749.

PIGLIUCCI, M., y Müller, G.B. (Eds.) (2010a). *Evolution: The Extended Synthesis.* Boston, EUA: The MIT Press.

PIGLIUCCI, M., y Müller, G.B. (2010b). Elements of an Extended Evolutionary Synthesis. En M. Pigliucci, y G.B. Müller (Eds.), *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 3-17). Boston, EUA: The MIT Press.

PIGLIUCCI, M., y Finkelman, L. (2014). The Extended (Evolutionary) Synthesis Debate: Where Science Meets Philosophy. *BioScience*, 64, 511-516.

PLOTKIN, H.C. (1988). Behavior and Evolution. En H.C. Plotkin (Ed.), *The Role of Behavior in Evolution* (pp. 1-17). Cambridge, EUA: The MIT Press.

PLOTKIN, H.C. y Odling-Smee, F.J. (1979). Learning, Change, and Evolution: An Enquiry into the Teleonomy of Learning. *Adv Study Behav*, 10, 1-41.

PLOTKIN, H.C., y Odling-Smee, F.J. (1981a). A multiple-level model of evolution and its implications for sociobiology. *Behav Brain Sci*, 4, 225-235.

PLOTKIN, H.C., y Odling-Smee, F.J. (1981b). Possible mechanisms for a multiple-level model of evolution. *Behav Brain Sci*, 4, 257-265.

PROVINE, W.B. (2001). *The Origins of Theoretical Population Genetics*, 2ª edición. Chicago, EUA: University of Chicago Press.

RAUP, D.M., Gould, S.J., Schopf, T.J.M., y Simberloff, D.S. (1973). Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity. *J Geol*, 81, 525-542.

RAUP, D.M., y Gould, S.J. (1974). Stochastic simulation and evolution of morphology– towards a nomothetic paleontology. *Syst Zool*, 23, 305-322.

REISS, J.O. (2012). Footnotes to the Synthesis? *Metascience*, 21,163-166.

RHEINBERGER, H.J. (1997). *Toward a History of Epistemic Things: Synthesizing proteins in the test tube*. Stanford, EUA: Stanford University Press.

RIEPPEL, O. (2009). Hennig's enkaptic system. *Cladistics*, 25, 311-317.

SALTHE, S.N. (1975). Problems of Macroevolution (Molecular Evolution, Phenotype Definition, and Canalization) as Seen from a Hierarchical Viewpoint. *Amer Zool*, 15, 295-314.



SALTHE, S.N. (1985). *Evolving Hierarchical Systems: Their Structure and Representation*. Nueva York, EUA: Columbia University Press.

SEILACHER, A., y Gishlick, A.D. (2015). *Morphodynamics*. Florida, EUA: CRC Press.

SEPKOSKI, J.J. (1979). A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. *Paleobiology*, 5, 222-251.

SEPKOSKI, D. (2005). Stephen Jay Gould, Jack Sepkoski, and the 'Quantitative Revolution' in American Paleobiology. *J Hist Biol*, 38, 209-237.

SEPKOSKI, D. (2012). *Rereading the Fossil Record: The Growth of Paleobiology as an Evolutionary Discipline*. Chicago, EUA: University of Chicago Press.

SERRELLI, E., y Gontier, N. (2015). Macroevolutionary Issues and Approaches in Evolutionary Biology. En E. Serrelli, y N. Gontier (Eds.), *Macroevolution. Explanation, Interpretation and Evidence* (pp. 1-25). Suiza: Springer International Publishing.

SHAPIRO, J.A. (2011). *Evolution: A View from the 21st Century*. Nueva Jersey, EUA: FT Press.

SIMON, H.A. (1962). The Architecture of Complexity. *Proc Am Philos Soc*, 106, 467-482.

SIMON, H.A. (1969). *The Sciences of the Artificial*. Cambridge, EUA: The MIT Press.

SIMPSON, G.G. (1953). *The Major Features of Evolution*. Nueva York, EUA: Columbia University Press.

SIQUEIROS, J.M., y Umerez, J. (2007). Grasping the Complexity of Living Systems Through Integrative Levels and Hierarchies. En C. Gershenson, D. Aerts, y B. Edmonds (Eds.), *Wordlviews, Science and Us. Philosophy and Complexity* (pp. 250-265). Singapore: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd.

SLACK, J.M. (2002). Conrad Hal Waddington: the last Renaissance biologist? *Nat Rev Genet*, 3, 889-895.

SMOCOVITIS, V.B. (1996). *Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology*. Princeton, EUA: Princeton University Press.

SOBER, E. (1984). *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Cambridge, EUA: Bradford/The MIT Press.

SOBER, E. (2000). *Philosophy of Biology*, 2ª edición. Colorado, EUA: Westview Press.

STANLEY, S. (1975). A Theory of Evolution Above the Species Level. *PNAS*, 72, 646-650.



STOTZ, K. (2014). Extended evolutionary psychology: the importance of transgenerational developmental plasticity. *Front Psychol*, 5, 908 doi: 10.3389/fpsyg.2014.00908.

TËMKIN, I., y Eldredge, N. (2015). Networks and Hierarchies: Approaching Complexity in Evolutionary Theory. En E. Serrelli, y N. Gontier (Eds.), *Macroevolution: Explanation, Interpretation, Evidence* (183-226). Suiza: Springer International Publishing.

TËMKIN, I., y Serrelli, E. (2016). General Principles of Biological Hierarchical Systems. En N. Eldredge, T. Pievani, E.M. Serrelli, e I. Tëmkin (Eds.), *Evolutionary Theory: A Hierarchical Perspective* (pp. 19-25). Chicago, EUA: University of Chicago Press.

TURNER, D.D. (2014). Philosophical Issues in Recent Paleontology. *Philos Compass*, 9, 494-505.

UMEREZ, J. (2013). El enfoque jerárquico en el núcleo de los planteamientos organicistas y sistémicos en biología. *Contrastes*, 18, 469-483.

VAN VALEN, L. (1973). A new evolutionary law. *Evol Theory*, 1, 1-30.

VERGARA SILVA, F. (2016). Introducción. Filogenia y ontogenia del evolucionismo en antropología. *Cuicuilco*, 65, 119-132.

VIANELLO, A., y Passamonti, S. (2016). Biochemistry and physiology within the framework of the extended synthesis of evolutionary biology. *Biol Direct*, 11, 7 doi: 10.1186/s13062-016-0109-6.

VRBA, E.S. (1985). Environment and Evolution: Alternative Causes of the Temporal Distribution of Evolutionary Events. *S Afr J Sci*, 81, 229-236.

VRBA, E.S. (1993). Turnover-pulses, the Red Queen, and related topics. *Am J Sci*, 293, 418-452.

VRBA, E.S., y Eldredge, N. (1984). Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory. *Paleobiology*, 10, 146-171.

WADDINGTON, C.H. (1942). Canalization of Development and Inheritance of Acquired Characters. *Nature*, 150, 563-564.

WADDINGTON, C.H. (1952). *The Epigenetics of Birds*. Cambridge: Cambridge University Press.

WADDINGTON, C.H. (1953). Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, 7, 118-126.



Waddington, C.H. (1956a). Genetic assimilation of the bithorax phenotype. *Evolution*, 10, 1-13.
Waddington, C.H. (1956b). *Principles of Development*. Londres: George Allen & Unwin (Publishers), Ltd.
Waddington, C.H. (1959a). Canalization of development and the genetic assimiliation of acquired characters. *Nature*, 183, 1654-1655.
Wadington, C.H. (1959b). Evolutionary Adaptation. En S. Jax (Ed.), *Evolution after Darwin* (pp. 381-402). Chicago, EUA: University of Chicago Press.
Waddington, C.H. (1969). Paradigm for an Evolutionary Process. En C.H. Waddington (Ed.), *Towards a Theoretical Biology*, Vol. 2 *Sketches* (pp. 106-123). Edimburgo: International Union of Biological Sciences & Edinburgh University Press.
Waddington, C.H. (1975). *The Evolution of an Evolutionist*. Edimburgo: Edinburgh University Press.
Wagner, A. (2011). *The Origins of Evolutionary Innovations*. Oxford: Oxford University Press.
Wagner, G.P. (2015). Reinventing the Organism: Evolvability and Homology in Post-Dahlem Evolutionary Biology. En A.C. Love (Ed.), *Conceptual Change in Biology. Scientific and Philosophical Perspectives on Evolution and Development* (pp. 327-342). Dordrecht: Springer Science and Business Media.
Waters, C.K. (2014). Shifting Attention from Theory to Practice in Philosophy of Biology. En M.C. Galavotti, D. Dieks, W.J. Gonzalez, S. Hartmann, T. Uebel, y M. Weber (Eds.), *New Directions in the Philosophy of Science* (pp. 121-139). Berlín, Alemania: Springer International Publishing.
Welch, J.J. (2017). What's wrong with evolutionary biology? *Biol Philos*, 32, 263-279.
West-Eberhard, M.J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
Wicken, J.S. (1987). *Evolution, Thermodynamics and Information: Extending the Darwinian Program*. Nueva York, EUA: Oxford University Press.
Winther, R.G., Wade, M.J., y Dimond, C.C. (2013). Pluralism in evolutionary controversies: styles and averaging strategies in hierarchical selection theories. *Biol Philos*, 28, 957-979.



WITTEVEEN, J. (2011). The Softening of the Modern Synthesis. *Acta Biotheor*, 59, 333-345.

WOODGER, J.H. (1930a). The 'Concept of Organism' and the relation between embryology and genetics, Part I. *Q Rev Biol*, 5(1), 1-22.

WOODGER, J.H. (1930b). The 'Concept of Organism' and the relation between embryology and genetics, Part II. *Q Rev Biol*, 5(4), 438-465.

WOODGER, J.H. (1931). The 'Concept of Organism' and the relation between embryology and genetics, Part III. *Q Rev Biol*, 6(2), 178-207.

WU, J. (2013). Hierarchy Theory: An Overview. En R. Rozzi, S. Pickett, C. Palmer, J.J. Armesto, y J.B. Callicott (Eds.), *Linking Ecology and Ethics for a Changing World: Values, Philosophy, and Action* (pp. 281-301). Dordrecht: Springer Science.

ZIMMER, C. (2016, Nov 22). Scientists Seek to Update Evolution. *Quanta Magazine*. Recuperado de https://www.quantamagazine.org/scientists-seek-to-update-evolution-20161122

Estructura lógico-conceptual de la teoría de la construcción de nicho: una reconstrucción grafo-modelo

Mario Casanueva López*
Rubén Darío Madrigal Ceballos**

Resumen: Se presenta una aproximación exploratoria a la estructura conceptual de la Teoría de la Construcción de Nicho bajo la técnica de los Grafos-Modelo (una variante de la familia semanticista en filosofía de la ciencia, que diferencia las funciones epistémicas que ocurren dentro de una explicación). De manera previa a la reconstrucción lógico-conceptual se presenta una brevísima caracterización de la teoría que destaca algunos de sus conceptos distintivos: herencia ecológica, nicho evolutivo y escala de correspondencia organismo-ambiente.
Palabras clave: grafo-modelo, síntesis evolutiva extendida, herencia ecológica, nicho ecológico, selección natural, concepción semántica.

A *Blatta orientalis* que construye nicho
incluso después de haber perdido la cabeza

1. La construcción de nicho como factor evolutivo

Los animales se nutren, respiran, emiten detritus y mueren en sus ambientes, asimismo, eligen sus micro y macro-hábitats y construyen: puntas, ganchos, yunques, martillos, agujeros, pozas, montículos, redes, nidos, madrigueras, campanas de buceo, galerías, senderos, techos, barreras, represas, claustros, envolturas pupales o corporales, odres, celdas de almacenaje, panales, cultivos, zonas de exposición, zonas de crianza, cantos, lenguajes, culturas, etc.; las plantas, cambian la textura y composición de los suelos, retienen humedad, producen

* Departamento de Humanidades / Phibio / REMO, Universidad Autónoma Metropolitana-Cuajimalpa. Este trabajo participa del proyecto PICT-2018 3454 de la ANPCYT, Argentina.
** Posgrado en Ciencias Sociales y Humanidades / Phibio / REMO, Universidad Autónoma Metropolitana-Cuajimalpa.



sombra, se orientan y crecen en busca de la luz, modulan la velocidad de los vientos y junto a otros organismos fotosintéticos contribuyen al mantenimiento o modificación de las concentraciones de oxígeno y bióxido de carbono atmosféricos, los hongos, las bacterias y las biopelículas, participan significativamente en los ciclos de los bioelementos, cambian la estructura y propiedades físicas de sus sustratos, sintetizan y degradan una ingente cantidad de biomoléculas que toman o dejan en el medio, etc. La teoría de construcción de nicho es una propuesta evolutiva que versa sobre la modificación o estabilización de los ambientes selectivos, provocada por las acciones de organismos en continuo desarrollo, se centra en los efectos evolutivos de tales modificaciones sobre los propios organismos, sus descendientes y (en algunos de sus enfoques) otras poblaciones con las que se comparte el ambiente local o global, dependiendo de la magnitud del efecto.

En contraposición a la visión de la teoría sintética de la evolución (también conocida como "síntesis moderna") o su versión puesta al día, la teoría estándar (o tradicional) de la evolución,[1] la teoría de la construcción de nicho (en adelante, TCN) sostiene que los seres vivos no simplemente se adaptan o siguen al ambiente ajustándose (mediante un proceso de variación aleatoria más selección dirigida) a los cambios, demandas, o inclemencias de éste ("tratando" de conservar una eficiencia óptima). La TCN enfatiza que los organismos son capaces de "empujar de regreso" transformando al medio y sesgando —de manera reiterada y sistemática— las presiones de selección que actúan sobre sus propias poblaciones y otras poblaciones bajo su zona de influencia. Considera que la construcción de nicho no es una propiedad exclusiva de poblaciones grandes o extensas, ni de especies clave, ni de animales inteligentes (si bien el humano descuella por la magnitud de sus impactos ambientales), sino una característica universal, obligatoria a todos los seres vivos, y un relevante agente de la dinámica evolutiva (Odling-Smee, 1988; Odling-Smee *et al.*, 2003; Laland, 2004; Laland *et al.*, 2014, Laland *et al.*, 2016).

Para los proponentes de la TCN, los organismos poseen dos roles en evolución: (i) portar genes, de manera que sobreviven y se reproducen de acuerdo a sus

[1] Así bautizada por Laland y colaboradores para diferenciarla de la propuesta conocida como síntesis evolutiva extendida.



diferentes aptitudes en sus respectivos entornos, y (ii) desarrollarse al tiempo que interactúan con sus ambientes, una tarea llevada a cabo por los fenotipos. Consideran que, si bien el primero de estos roles es la base de la teoría estándar de la evolución y ha sido sometido a intensa investigación de manera que se encuentra razonablemente entendido, el segundo no fue objeto de la investigación necesaria, pues se consideró que la posible influencia de los organismos sobre sus ambientes era trivial, insignificante frente a la acción de los procesos físicos, químicos, geológicos o meteorológicos de los propios ambientes (Odling-Smee *et al.*, 2003). Es por esta razón que la construcción de nicho fue denominada por los autores de la TCN como "el proceso negado en evolución" (Odling-Smee *et al.*, 2003).

Bajo el marco de la TCN, se concibe a la construcción de nicho como el segundo agente en importancia en la evolución —tan sólo por debajo de la selección natural.[2] La construcción de nicho introduce una vía de retroalimentación en la dinámica evolutiva: ese "empujar de regreso" puede cambiar la dirección, la tasa y las dinámicas del proceso evolutivo. La acción de los organismos sobre sus ambientes modifica de forma significativa las presiones de selección que actúan sobre ellos, pero también sobre su descendencia y sobre poblaciones no relacionadas genéticamente.

Desde un punto de vista historiográfico, corresponde al biólogo oxoniense John Odling-Smee (1988),[3] el mérito de haber acuñado y puesto en circulación las expresiones "construcción de nicho" y "teoría de la construcción de nicho" mismas que cobraron popularidad cuando, en compañía de Kevin Laland y Matthews Blake, empleó la primera como título de su ahora célebre publicación en *The American Naturalist: On the evolutionary consequences of niche construction* (1996) y en la monografía posterior de 2003, *Niche Construction: the*

[2] Las posiciones varían desde considerar a la TCN una cuestión ya contemplada por el paradigma de la teoría estándar de la evolución, hasta concebirla como parte de un sistema o constelación de teorías que pretende un gran cambio (casi podríamos decir una revolución) en la arquitectura del pensamiento evolucionista.

[3] Como ha sido señalado por los proponentes de la TCN, con anterioridad, Richard Lewontin (Lewontin 1983; 2000; Lewontin y Levins 1985) ya había formulado que los seres vivos no se adaptan pasivamente a sus entornos, sino que activamente los modifican, construyen y reconstruyen y que estos cambios pueden influir los procesos de selección en los ambientes (O'Brien y Laland, 2012). Más aún, los arquitectos de la TCN encuentran antecedentes en los trabajos de Darwin sobre la formación del humus por la acción de las lombrices (*The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms*, 1881) e incluyen otras grandes figuras como E. Schrödinger (1943) o C. H. Waddington (1970).



Neglected Process in Evolution. En ésta, el concepto de "nicho evolutivo", articula ecología con evolución (se introduce como la conjunción de las distintas presiones de selección (natural) que actúan sobre una determinada población), al tiempo que se destaca la capacidad de la TCN, con conceptos tales como "ambientes de desarrollo" y "herencia ecológica", para servir como marco integrador de la biología evolutiva, la ecología y las ciencias humanas (Odling-Smee 1988; Odling-Smee *et al.*, 2003).

A los textos seminales, siguieron un gran número de publicaciones. Algunas enfocadas en desarrollar y analizar modelos sobre las consecuencias ecológicas y evolutivas de la TCN (*v. gr.*, Kerr *et al.*, 1999; Laland *et al.*, 1999; Laland *et al.*, 2001; Schwilk y Ackerly, 2001; Hui *et al.*, 2004; Schwilk, 2003; Ihara y Feldman, 2004; Donohue, 2005; Borenstein *et al.*, 2006; Silver y Di Paolo, 2006; Kylafis y Loreau, 2008; Lehmann, 2008; Matthews *et al.*, 2014), otras más dedicadas a la exploración de ramas particulares o la articulación interna y externa de la teoría (i.e., Laland, 2004; Okasha, 2005; Griffiths, 2004; Laland y Sterelny, 2006).

Dentro de un contexto de discusión, más amplio, pero aún dentro de la biología evolucionista, la TCN está vinculada a otras tesis con las que conforma la llamada "Síntesis Evolutiva Extendida" (en adelante SEE) misma que confronta a la visión estándar calificándola de geno-centrista.

> En nuestra opinión, este enfoque "geno-céntrico" no logra captar toda la gama de procesos que dirigen la evolución. Las piezas faltantes incluyen cómo el desarrollo corporal influye en la generación de variación (sesgos de desarrollo); cómo el ambiente moldea directamente los rasgos de los organismos (plasticidad); cómo los organismos modifican sus ambientes (construcción de nichos); y cómo los organismos transmiten más cosas que genes a través de las generaciones (herencia extra genética). (Laland *et al.*, 2014: 162).

Laland y colaboradores (2015) otorgan relevancia a

> (…) las causas organísmicas del desarrollo, la herencia y la adecuación (*fitness*) diferencial, el papel de los procesos constructivos en la evolución y el desarrollo, y las representaciones recíprocas de la causalidad. (2 y 3).

El Cuadro 1 compara las visiones de la interpretación tradicional o estándar con la de la SEE respecto a cuatro aspectos nodales en biología evolucionista.



Cuadro 1. Dos interpretaciones alternativas de los sesgos y la plasticidad del desarrollo, la herencia inclusiva y la construcción de nicho (traducido de Laland *et al.*, 2015: 5)

	Interpretación tradicional	*Interpretación de la SEE*
Sesgos en el desarrollo	Las fuentes de sesgo en la variación fenotípica son tratadas como limitaciones filogenéticas o del desarrollo. Tales restricciones son componentes importantes en los modelos de optimalidad y en los análisis de la evolución contemporánea (por ejemplo, en los intentos de cuantificar la matriz G en genética cuantitativa), lo que puede explicar por qué hay poblaciones pobremente adaptadas.	Las fuentes del sesgo en la variación fenotípica se consideran un proceso evolutivo importante, que no solo limita, sino que también facilita y dirige la evolución. El sesgo de desarrollo es una fuente importante de evolucionabilidad (*evolvability*) y la explicación de sus mecanismos, su prevalencia y su dirección son cruciales para entender la diversificación evolutiva.
Plasticidad del desarrollo	Es conceptuada como una característica de los individuos genéticamente especificada (es decir, una norma de reacción) que puede evolucionar bajo selección y deriva. El foco está en las condiciones que promueven la evolución adaptativa de fenotipos plásticos *versus* los no plásticos. El rol evolutivo principal de la plasticidad es ajustar los fenotipos de forma adaptativa a entornos variables. Respuestas plásticas consideradas como pre-filtradas por la selección en el pasado.	Considera que reducir la plasticidad a una característica genética es explicativamente insuficiente. Conserva un interés en la evolución adaptativa de la plasticidad, pero también se enfoca en cómo la plasticidad contribuye al origen de la variación funcional bajo cambios genéticos o ambientales, y cómo los mecanismos de plasticidad limitan o mejoran la capacidad de evolución, e inician respuestas evolutivas. Muchas respuestas plásticas se consideran dependientes de procesos evolutivos abiertos (por ejemplo, exploratorios) y, por lo tanto, capaces de introducir novedades fenotípicas.
Herencia inclusiva	La herencia se define para excluir la herencia no genética. La herencia cultural es tratada como un caso especial. Se considera que la transmisión genética es suficiente para explicar la evolución de las adaptaciones. Los	La herencia se define para incluir todos los mecanismos causales por los cuales las crías llegan a parecerse a sus padres. Los fenotipos no son heredados, se reconstruyen durante el desarrollo. Los mecanismos de herencia

Cuadro 1. *Continuación*

	Interpretación tradicional	*Interpretación de la* SEE
	efectos causales de los padres sobre la descendencia se conciben como efectos parentales (maternos), que tienen diversas consecuencias para las trayectorias evolutivas y pueden ser adaptaciones.	no genéticos contribuyen a la heredabilidad y facilitan el origen y la difusión de las novedades inducidas por el medio ambiente.
Construcción de nicho	Aspectos de la construcción de nicho son estudiados bajo diferentes nombres (por ejemplo, fenotipos extendidos). Los estados ambientales modificados por organismos no se diferencian de los estados ambientales independientes y son tratados como una condición de fondo. La construcción de nicho generalmente se reduce a aspectos genéticamente controlados de fenotipos o adaptaciones.	Considera que la causalidad evolutiva es recíproca y, por lo tanto, que los organismos co-evolucionan con sus entornos. Los ambientes modificados por organismos son vistos como cualitativamente diferentes de los estados ambientales independientes. La construcción del nicho se trata como un proceso que dirige la evolución mediante la modificación no aleatoria de entornos selectivos. La construcción del nicho puede derivar de caracteres adquiridos, subproductos y productos acumulados de múltiples especies.

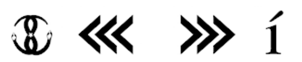
Bajo el marco de la SEE, la TCN ha conocido distintas polémicas que la han enfrentado a la visión de la teoría estándar de la evolución, dos son de interés; aquí, la primera, un contrapunto con Richard Dawkins, se centró en la naturaleza de las modificaciones ambientales que han de ser atendidas (Dawkins, 2004; Jablonka, 2004; Laland, 2004; Turner, 2004). Para Dawkins, autor de las tesis del fenotipo extendido, sólo deben ser consideradas las adaptaciones extracorporales que, siendo consecuencia de los genes, tienen impacto sobre su propia replicación, pues aquellas que impactan por igual a todos los organismos del entorno serían invisibles para la selección natural. Para los proponentes de la SEE tal narrativa es incompleta y reclaman la justa ponderación de otros mecanismos que participan de los procesos evolutivos. Por ejemplo, la retroalimentación

sobre genes no directamente relacionados con la modificación ambiental o una consideración completa de todo lo que se hereda y no sólo los genes (por ejemplo, que la herencia extra-genética abarca tanto rasgos y comportamientos adquiridos como la herencia ambiental mediada por la construcción de nicho). La discusión continúa abierta, los defensores de la construcción de nicho han refinado sus puntos de vista y señalado modelos concretos donde la TCN da cuenta de más aspectos que las propuestas rivales (Wells, 2015; Laland, Matthews y Feldman, 2016).

La segunda polémica retoma con mayor precisión la disputa, presente desde un inicio, por la relevancia de las agendas de investigación dentro del pensamiento evolucionista y fue presentada a manera de confrontación en "diálogo" acerca, entre otros, de la pertinencia de reconocer a cabalidad aspectos fundamentales de la construcción de nicho como un factor evolutivo de gran relevancia (Laland *et al.*, 2014; Wray *et al.*, 2014 y véase también Laland *et al.*, 2015; Scott-Phillips *et al.*, 2014). A grandes rasgos, y particularizando respecto a la TCN, ésta subraya cuatro aspectos fundamentales que se piensa no son adecuadamente recuperados por la visión estándar de la evolución, en palabras de Laland y colaboradores:

> (…) los organismos modifican los estados del medio ambiente de una manera no aleatoria, imponiendo así un sesgo sistemático en las presiones de selección que ellos generan; (ii) la herencia ecológica afecta a la dinámica evolutiva de los descendientes y contribuye a la estabilidad trans-generacional de las condiciones ambientales; (iii) los caracteres adquiridos se convierten en evolutivamente significativos mediante la modificación de los ambientes selectivos; y (iv) la complementariedad entre los organismos y sus entornos puede mejorarse a través de la construcción de nicho (modificando a los entornos para adaptarse a los organismos), no sólo a través de la selección natural. (Laland *et al.*, 2015: 4).

A nuestro juicio, estos puntos señalan aspectos esenciales de la TCN que no son recuperados en su justa valía por la teoría estándar de la evolución y cualquier reconstrucción de la TCN debe de ser compatible con ellos. A continuación, presentamos otros aspectos de la TCN también relevantes para una cabal reconstrucción de su estructura conceptual.



2. Herencia ecológica: un legado extra-genético, extra-corporal y extra-filético

La naturaleza de aquello que se hereda es un claro punto de contraste entre la TCN y la visión estándar. Bajo ésta, *grosso modo*, una clase heredable de organismos se define en última instancia en términos genéticos. Si bien lo que se hereda puede ser descrito de muy diversas maneras: genéticas, anatómicas, fisiológicas, conductuales, psíquicas, etc., lo relevante es que las propiedades, elementos, rasgos o caracteres que se heredan sean transmitidos mediante la herencia genética, o por, *mutatis mutandis*, decirlo en términos mendelianos permanezcan necesariamente constantes en una línea de descendencia cerrada adecuadamente construida.[4] Por su parte la TCN pone el énfasis en un aspecto que, si bien es considerado en algunas especializaciones de la visión estándar, no constituye su canon habitual, nos referimos a lo que se conoce como "norma de reacción". Un determinado gen (o genotipo) no determina unívocamente una característica (o fenotipo), sino que, más bien, se corresponde con un rango de ellas. Cuál de las posibilidades dentro de ese rango exhiba un individuo determinado depende de las condiciones ambientales dadas durante el desarrollo y de la interacción con los productos de otros genes. Por otro lado, en contraposición a la visión estándar, la TCN propone que, adicionalmente a la herencia genética, existe un legado extra-genético vía el ambiente externo: la herencia ecológica. El término comprende cualquier legado de presiones de selección natural dejadas a la descendencia por organismos constructores de nicho ancestrales (Odling-Smee, 1988; Odling-Smee *et al.*, 1996; 2003). Este aspecto es de especial importancia pues como ya se ha señalado, bajo este enfoque, los caracteres adquiridos (de transmisión no genética) se tornan evolutivamente relevantes (Sterelny, 2003; Odling-Smee, 2007, 2010; Laland *et al.*, 2015).

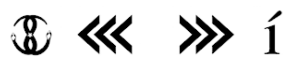
La herencia ecológica dista de la transmisión de información genética en varios aspectos, y, en ocasiones, es más cercana a la herencia de un territorio o de bienes muebles que a la herencia de genes. Por ejemplo, mientras que en la herencia genética, la transmisión generacional requiere de la existencia de series de re-

[4] Ello es así, al menos desde Mendel, por otro lado, cabe señalar que Darwin tenía un concepto de lo heredable mucho más amplio que la síntesis moderna o la visión estándar de la evolución, pues aceptaba la herencia de los caracteres adquiridos.

plicadores genéticos, la herencia ecológica no requiere de ningún tipo de replicador, sino solo de la mera persistencia trans-generacional de las modificaciones inducidas por otros organismos sobre los ambientes locales selectivos de quien hereda[5] —hecho que derivará en posteriores cambios evolutivos. Más aún, cuando los organismos reciben legados de presiones de selección modificadas, típicamente no heredan información (genética), sino que obtienen de sus ancestros ecológicos agentes en sus ambientes que interaccionan con (y seleccionan para) sus genes y así co-determinan qué información se expresa. Por otro lado, en contraste con la herencia genética que se transmite únicamente de progenitores sexualmente maduros a descendientes, la herencia ecológica, en forma de una o más presiones de selección natural modificadas, puede ser potencialmente legado por cualquier organismo a cualquier otro, durante cualquier etapa de su vida. En términos generacionales, la herencia ecológica puede incluso viajar "hacia atrás", ya que, la descendencia modifica los ambientes selectivos propios, pero también los de sus progenitores, y sus descendientes. Por último, los ambientes selectivos de los organismos pueden ser modificados ya sea por organismos emparentados genéticamente como por cualquier otro organismo sin parentesco o con parentesco muy lejano, pues los ancestros ecológicos y genéticos no son necesariamente idénticos. Así, la herencia ecológica afecta tanto a la propia población como a otras.

Las represas de los castores son un emblema paradigmático de la herencia ecológica. A través de la construcción de nicho, un castor altera de manera radical su ambiente, modifica varias presiones de selección que afectan la eficiencia de los genes expresados en diferentes características: sus dientes, cola, susceptibilidad a la depredación, enfermedades, etcétera. Las presiones de selección natural modificadas permanecerán en el ambiente del castor mientras la presa y el lago se mantengan. Dado que las presas frecuentemente son heredadas y mantenidas por generaciones de familias de castores durante décadas, la persistencia de la presa corresponde a un periodo considerablemente más largo que la vida de un castor individual. Para la TCN, los organismos reciben al menos dos legados, sus genes (vía la relación ancestro-descendiente) y un ambiente selectivo modificado (vía la relación de afectación a la vecindad entre organismos).

[5] Como en el caso de nidos, represas, senderos, madrigueras u otros artefactos heredados a través de las generaciones.



En el caso humano, la herencia ecológica es especialmente importante, pues abarca todos los procesos lingüísticos y culturales (el conocimiento y la cultura material incluidos) de manera que proporciona un sustento para la coevolución bio-cultural permitiendo articular a la biología con las ciencias sociales y las humanidades (Kendal, Tehrani, y Odling-Smee, 2011). Cabe añadir que

> La información semántica en el nicho heredado de un individuo puede tomar la forma de un comportamiento, demostrado por sus pares o ancianos, adquirido a través del aprendizaje social, como las prácticas de subsistencia o las normas sociales. Los recursos físicos heredados podrían referirse a aspectos de la cultura material, por ejemplo, recursos o herramientas nutricionales, creados a través de la actividad de recolección de cazadores o la agricultura. Muchos nichos heredados obviamente consisten en recursos informáticos y físicos: por ejemplo, el ganado de granja y los cultivos no son solo recursos nutricionales, sino también una fuente de información pública sobre las prácticas de subsistencia. (Kendal, Tehrani, y Odling-Smee, 2011: 787).

Una faceta destacada de la herencia ecológica es su atención a las modificaciones recurrentes y similares sobre los ambientes de desarrollo, mismas que reducen, amplían, cambian o estabilizan las condiciones en las que crece la descendencia y pueden originar cambios sistemáticos en el desarrollo de los fenotipos. Las madrigueras, cubiles, nidos, envolturas pupales, zonas de crianza y entornos sociales de cuidado, juego y enseñanza, amortiguan los impactos de variaciones ambientales y canalizan el desarrollo de la conducta, contribuyendo significativamente a regular las trayectorias evolutivas de las poblaciones (Martin, y Bateson, 1999; Gilbert y Epel, 2009; Sterelny, 2011).

3. Nicho evolutivo: vector en un espacio n-dimensional de presiones de selección

En ecología, la noción de nicho se ha asociado con tres diferentes caracterizaciones: la de Grinell (1917; 1924; 1928), la de Elton (1927) y la de Hutchinson (1941; 1978). La TCN sigue a Schoener (1989) al considerar a las definiciones de Grinell y Elton como más cercanas entre sí y contrapuestas a la de Hutchinson, de la que derivan su propuesta de "nicho evolutivo" (Odling-Smee *et al.*, 2003).



Grinell, entiende el nicho ecológico, en un sentido figurado, como un "hueco" o lugar en una comunidad, caracterizado por un conjunto de condiciones ambientales. La palabra "nicho" refiere al hábitat de una especie y lo que esa especie requiere para su supervivencia en ese hábitat. De esta forma, los nichos, provistos por el ambiente, son independientes de sus habitantes y preexisten a ellos (aunque su vacancia no dure mucho tiempo y en seguida sean ocupados por un nuevo organismo).

Elton, también concibe la noción de nicho como un "hueco", mas se centra en los aspectos tróficos y pone énfasis en lo que los organismos hacen en sus comunidades. Se enfoca más en el rol que las especies (o grupos taxonómicos mayores) desempeñan en las comunidades.

Hutchinson, presenta una noción relativista, un nicho solamente puede ser definido con respecto a su ocupante, y no con respecto a ningún lugar o hueco preexistente en la comunidad. Un nicho se describe como "la suma de todos los factores ambientales actuando sobre un organismo; de manera que el nicho es definido como una región de un hiperespacio n-dimensional" (Hutchinson, 1944). Posteriormente, Hutchinson (1957) precisó que ese hiper-volumen (antes hiperespacio) n-dimensional es el "nicho fundamental", mientras que el "nicho realizado" de una especie es la porción, si alguna, del nicho fundamental que no se sobrepone con los nichos fundamentales de otras especies, además de la porción sobrepuesta en la cual dicha especie es capaz de sobrevivir. Aquí parece haber una ley de exclusión: un nicho, una especie. La visión de Hutchinson, asociada a los organismos más que a huecos preexistentes y fijos dentro de una comunidad, resulta más adecuada para las intenciones de la TCN ya que ésta considera que los organismos se encuentran en una relación dialéctica con sus ambientes, siguiendo a Lewontin: "los organismos no se adaptan a sus ambientes; los construyen a partir de los trozos y piezas del mundo exterior" (1983: 280), participan de un sistema de retroalimentación entre las presiones de selección natural en los ambientes y las modificaciones realizadas en los ambientes por los organismos. El ambiente no es más el escenario que ocupa un organismo, no hay ambiente sin organismo, el ambiente es un co-constructor de la mancuerna organismo-ambiente.

El concepto de nicho, dentro de la TCN, es una adaptación del concepto ecológico "para hacerlo evolutivo a la vez que ecológico" (Odling-Smee *et al.*,



2003: 37). El movimiento consiste en afirmar que "un nicho evolutivo para una población cualquiera consiste en la suma de todas las presiones de selección natural a las cuales la población se encuentra expuesta" (Odling-Smee *et al.*, 2003: 40). Esta caracterización comparte con la de Hutchinson su orientación relativista, en tanto que las presiones de selección son entendidas solamente como presiones de selección relativas a organismos específicos. De acuerdo con Odling-Smee *et al.* (2003), el nicho evolutivo de la TCN resalta los aspectos evolutivos del nicho ecológico "hutchinsoniano".

El concepto de nicho cultural, un subconjunto del nicho realizado, es de suma relevancia en el caso humano. Los humanos desarrollan herramientas, utensilios, sistemas de prácticas, de creencias, de aprendizaje y de conocimientos que están fundamentados en la acumulación de información transgeneracional y serían imposibles de desarrollar para un individuo aislado. Tales sistemas se transmiten mediante nuestra inserción en una determinada cultura, la cual actúa como un gran amplificador de nuestras facultades para la construcción de nicho y dado que los procesos de cambio cultural, por lo general, actúan más rápido que la selección natural, es posible que la construcción de nicho cultural, haya jugado un papel más relevante que la selección natural de genes en nuestra historia evolutiva (Laland, Odling-Smee y Feldman, 2001; Boyd, Richerson y Henrich, 2011; Laland y O'Brien, 2011; Ellis, Richerson, Mesoudi, Svenning, Odling-Smee y Burnside, 2016; Wallach, 2016).

4. Escalas comparativas, de tasa reproductiva, de *fitness*, y de ajuste-complementariedad organismo ambiente

El punto central de este apartado no se encuentra enunciado de manera *explícita* en las presentaciones de la TCN, sin embargo, su formulación es necesaria para su correcta enunciación y es requerido por el mecanismo evolutivo que se postula. Desde la TCN, se considera que la modificación de los ambientes selectivos junto con la acción de la selección natural conlleva a la evolución por construcción de nicho (*cfr. v. gr.*, la Figura 1 y las referencias a la acción causal de las modificaciones a la *fitness* de la Figura 2). Sin embargo, en las diferentes formulaciones de la TCN no se explicita exactamente qué es lo que debe entenderse por selección natural, aunque el contexto parece sugerir que se asume alguna de las versiones



que se cobijan bajo la teoría estándar de la evolución. En ellas, se establece que, entre las diferentes clases *genéticamente heredables*[6] de organismos, el orden que corresponde al mayor o menor éxito reproductivo mapea el orden de la *fitness*.[7] Nos parece que aquí hay un problema del que los proponentes de la TCN no se han percatado por asumir sin más la aplicabilidad del concepto de selección natural presente en la teoría estándar de la evolución.

Tanto la teoría estándar de la evolución como la TCN, toman de Darwin la idea de que la evolución de las poblaciones se explica apelando a un éxito reproductivo diferencial de las distintas clases de organismos que la componen (en ellas se establece un orden de éxito reproductivo de las clases consideradas). También para ambas, la posición de una determinada clase de organismos dentro de, respectivamente, el orden de *fitness* o el orden de correspondencia con el nicho, no solo depende de las propiedades intrínsecas a la clase, sino que se trata de una propiedad relacional que es relativa tanto a los ambientes locales como a la constitución de la población. Sin embargo, hay claras diferencias, en la TCN el orden reproductivo de clases *inclusivamente heredables* mapea el orden de ajuste o de *correspondencia entre los organismos y sus nichos*. Esto es mucho más cercano a la idea original de Darwin que a la síntesis moderna o a la teoría estándar de la evolución pues, por un lado, las clases no se limitan a rasgos genéticamente heredables, sino que contemplan caracteres adquiridos y por otro, tanto las tesis darwinianas como las de la TCN, el ajuste-correspondencia con el entorno posee un componente ecológico que apela a argumentos de diseño y no está presente en el concepto de *fitness* (Endler, 1986; Mathen y Ariew, 2002; Ariew y Lewontin, 2004; Barker, 2009). Darwin y la TCN presuponen un tipo de análisis de ingeniería comparativa en el que las propiedades particulares de los organismos son puestas

[6] En una clase de organismos genéticamente heredable la posesión de propiedad que define la clase depende únicamente de la constitución genética de los individuos, en contraposición en una clase inclusivamente heredable la posesión de la propiedad puede depender de varios factores tanto genéticos como ambientales, conductuales o instruccionales. El que un individuo se parezca a sus padres no depende solo de sus genes sino también de la herencia epigenética tanto somática como extrasomática.

[7] "Fitness" es un concepto multívoco que no aparece en la formulación original de Darwin y que posee distintas maneras de determinación; sus acepciones más importantes están ligadas a formulaciones de conceptos métricos que permiten el establecimiento matemático de dinámicas cuantitativas (Sober, 2001; Barker 2009; Sæther y Engen, 2015).



en relación de comparación entre sí con respecto a las características ambientales y se debe mostrar que su mayor o menor ajuste o correspondencia conduce a una mayor o menor tasa reproductiva.

Podría pensarse que el orden de la *fitness* de las clases de organismos genéticamente heredables coincide o debe coincidir con el orden de correspondencia organismos ambiente de clases de organismos inclusivamente heredables. Tal coincidencia no está garantizada *a priori* puesto que se trata de clases distintas y el concepto de correspondencia entre organismo y ambiente no es asimilable a la idea de *fitness* (aunque como se ha señalado, la complementariedad entre los organismos y sus respectivos ambientes (fenómeno tradicionalmente descrito como adaptación) puede ser obtenida tanto mediante la selección natural (en cualquiera de sus versiones) operando sobre una variación no dirigida como mediante la construcción de nicho (Odling-Smee *et al.*, 2003; Laland *et al.*, 2016).

5. Articulación conceptual de tcn: un panorama en construcción

A menudo, el aporte conceptual de la tcn es presentado mediante el esquema de la Figura 1 (i.e., Laland *et al.*, 2000; Laland, 2004; Odling-Smee, 2006, 2010; Laland y O'Brien, 2011; Odling-Smee y Turner, 2011). En él, la modificación al ambiente realizada por los organismos —la construcción de nicho— forma un bucle con la selección natural; la herencia ecológica se representa como un legado presente en los ambientes locales de los organismos heredado desde los organismos constructores de nicho ancestrales en el tiempo t a aquellos sucesores (y/o los mismos) encontrados en el tiempo t+1. (Ver Figura 1).

El esquema deja fuera de la presentación algunos aspectos conceptuales importantes de la tcn, por ejemplo, las nociones de nicho evolutivo o presión de selección. Tampoco permite entender de manera clara la incorporación de los caracteres adquiridos y subproductos a la dinámica evolutiva, sin mencionar que adolece del hecho de presentar a la selección natural como una simple relación del ambiente hacia los genes (cuando el mecanismo goza de una complejidad mucho mayor; Casanueva, 2011). Además, se ha excluido el aporte de la teoría sobre la relación del comportamiento con la evolución cultural, etc. Si bien otros esquemas como el de Laland *et al.*, 2011 (ver Figura 2) atienden



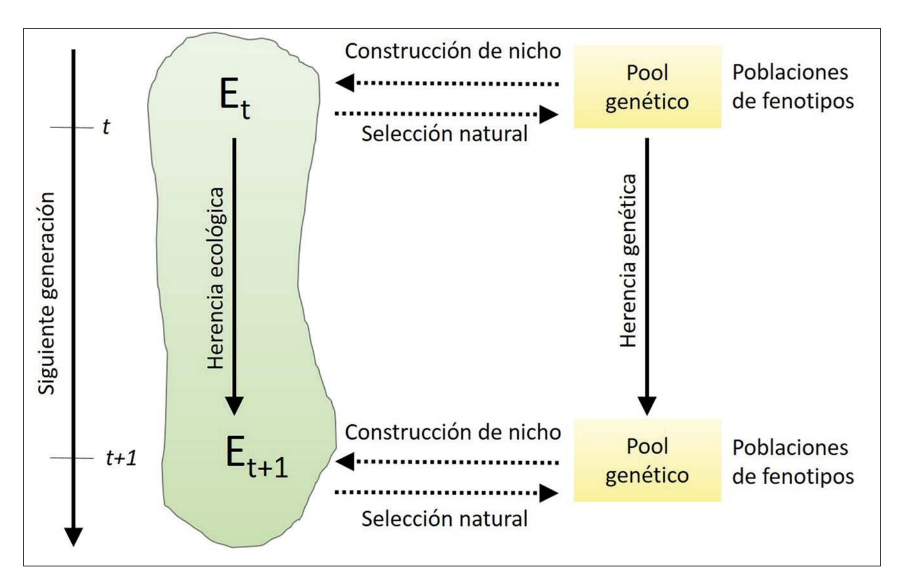


Figura 1. La incorporación de la construcción de nicho y la herencia ecológica a la dinámica evolutiva. Redibujado y traducido de Odling-Smee (2010: 177).

algunas estas cuestiones —incluyendo en él *fitness* biológica y cultural—, siguen ausentes aspectos importantes de la formulación de la teoría como la noción de presión de selección, la de nicho cultural o la distinción entre nicho fundamental y nicho realizado.

En su enunciación, la TCN se declara deliberadamente amplia o vaga (Laland y Sterelny, 2006; Laland *et al.*, 2016) pues, entre otros aspectos, abarca simultáneamente las afectaciones a la selección cuando los organismos modifican sus entornos (perturbaciones) como los cambios que ocurren cuando, gracias a su desplazamiento, se ven expuestos a nuevas condiciones ambientales (relocalizaciones). Estas vaguedades deliberadas han desembocado en una intensa discusión acerca de la delimitación de la estructura conceptual de la teoría (Dawkins, 2004; Sterelny, 2005; Okasha, 2005; Griffiths, 2005; Laland y Sterelny, 2006; Archetti, 2015; Uller y Helanterä, 2017; Laland, Odling-Smee y Endler, 2017) y también con respecto al aporte que pudiera significar la TCN a la teoría evolutiva en el marco de la síntesis moderna (Laland *et al.*, 2014; 2015; Scott-Phillips *et al.*, 2014). Por otro lado, cabe señalar que, a veces, este carácter de incompleto también afecta tanto su análisis epistemológico

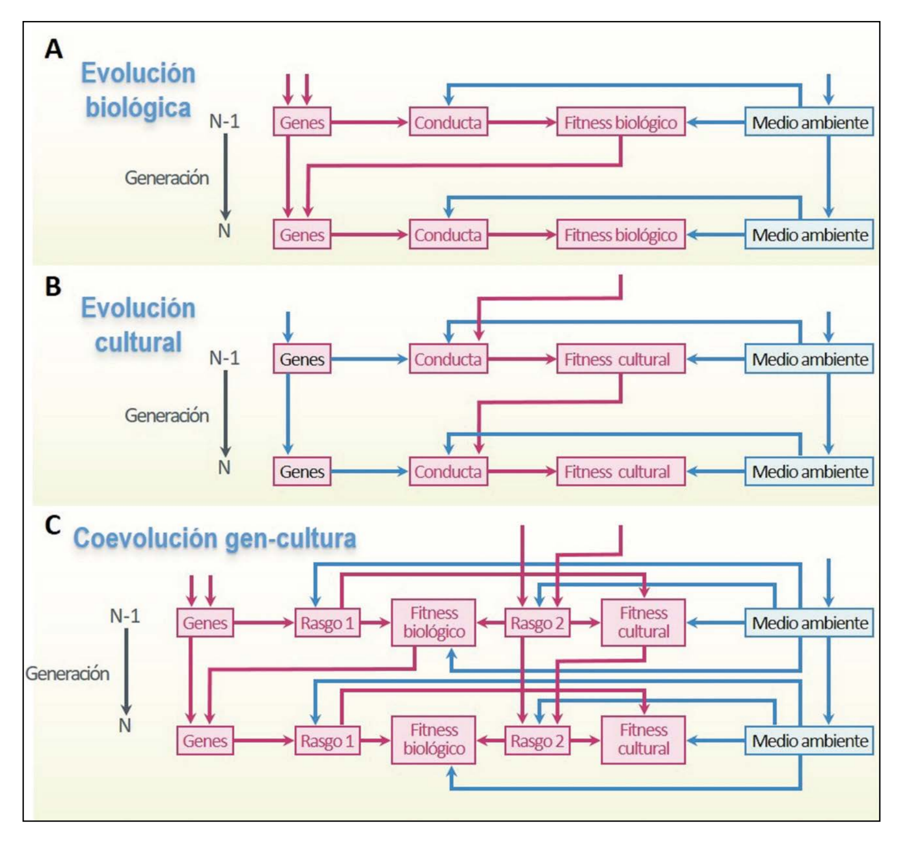


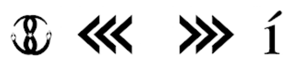
Figura 2. Procesos evolutivos alternativos. (A) Evolución biológica: la explicación final del comportamiento es su efecto sobre la *fitness* biológica. (B) Evolución cultural: el comportamiento puede heredarse de la generación anterior a través de la transmisión cultural intergeneracional y la selección cultural diferencial. Aquí, la explicación final del comportamiento es su efecto sobre la *fitness* cultural. (C) Coevolución del gen-cultura: los caracteres heredados genética y culturalmente coevolucionan, y cada rasgo afecta la *fitness* del otro. [Por ejemplo, el rasgo 1 puede ser la absorción de lactosa y el rasgo 2, la producción lechera o el uso de leche (43).] Las rutas de herencia se muestran en rojo. Para cualquier conjunto de datos dado, el modelo causal puede usarse para establecer si una influencia causal particular está operando. Redibujado y traducido de Laland *et al.*, (2011: 1515).

como la labor del reconstructor pues, en aras de la claridad y la consistencia, en ocasiones se está obligado a construir más que a reconstruir la teoría.

6. Grafos modelo: un formato para la representación de las estructuras teóricas

En lo que sigue, nos hemos dado a la tarea identificar con mayor precisión a la TNC mediante su reconstrucción y presentación en formato grafo-modelo. Junto con otros integrantes de la corriente semanticista en filosofía de la ciencia, consideramos que la mejor manera de mostrar una teoría es mediante una clase de modelos. Aquí, se concibe a los modelos en un sentido lógico, como estructuras matemáticas, i.e., como tuplas ordenadas que incluyen conjuntos o dominios (Di $1 \leq i \leq n$) y relaciones o funciones (Rj $1 \leq j \leq k$) entre ellos ($m = \langle D_1, D_2, ..., D_n, R_1, R_2, ..., R_k \rangle$) y, en línea con la propuesta original de Tarski, son considerados, *interpretaciones* que satisfacen las restricciones impuestas por la teoría (sus leyes). El propósito principal de los grafos modelo es clarificar y describir los dominios (entidades o conjuntos) y funciones que forman los diferentes modelos que constituyen una teoría, señalando sus leyes o constricciones.

En el grafo modelo de TCN que se muestra a continuación, los dominios se representan mediante recuadros cuyas letras o leyendas abrevian el nombre de un dominio o conjunto base y deben ser interpretados como conjuntos de diversas estructuraciones sobre sus respectivos conjuntos base. Ejemplificando, si *X* es el nombre de un conjunto dado, el recuadro [*X*] representa el conjunto de todas las entidades que se obtienen, al agrupar, reagrupar o combinar elementos de *X*, de maneras finitas diferentes, formando ya sean pares, ternas, tétradas, (…), etc., subconjuntos de *X* de diferentes tamaños, ordenaciones o agrupaciones de subconjuntos, etc., también, se admiten combinaciones mixtas como pares de elementos simples con subconjuntos o secuencias o subconjuntos cuyos miembros pueden ser elementos simples u ordenaciones o subconjuntos de diferentes tamaños, etc. En general se consideran los agrupamientos, combinaciones y recombinaciones que se desee siempre y cuando, en última instancia, deriven de elementos contenidos en *X*. Por simplicidad aquí se muestran únicamente los conjuntos base, dejando para posteriores refinamientos la especificación de las entidades particulares a las que se hace referencia.



Una función matemática (f) es una relación que asocia o relaciona elementos de dos conjuntos, el primero al que podemos caracterizar como fuente u origen es llamado dominio (y se representa como D_I) y el otro conjunto que hace las veces de blanco o destino es llamado codominio (y se representa como D_{II}). Usualmente, una función se representa como

$$f: D_I \rightarrow D_{II} \text{ o bien } D_I \xrightarrow{f} D_{II}$$

En una función a cada elemento (x) del dominio le corresponde un único elemento ($f(x)$) del codominio. En los grafos modelo, las funciones (incluidas las funciones simples o las funciones de funciones), están ilustradas por flechas, cuyo origen (u orígenes) y destino representa(n) respectivamente al (a los) conjuntos base que integran su(s) dominio(s) y su codominio. De esta manera, la estructura lógico-conceptual de los modelos queda plasmada en un grafo que consta de: (i) áreas o puntos, que representan conjuntos, que a su vez representan conceptos, que se aplican a determinadas entidades admitidas o postuladas por la teoría y (ii) líneas o flechas que se encargan de relacionar tales entidades o conceptos. Desde un punto de vista lógico actúan como reglas de inferencia, que nos permiten obtener determinada información sobre el punto destino a partir de información sobre el (los) punto(s) origen. Las flechas (funciones y funciones de funciones), pueden tener más de un origen, mas tienen un único destino y admiten la operación de composición.

Hemos decidido utilizar el formato grafo-modelo ya que permite apreciar, de un solo vistazo, la estructura conceptual de los modelos de la teoría y adicionalmente, posibilita destacar las distintas funciones epistémicas de los conceptos que participan de las explicaciones suministradas por la teoría (Casanueva y Méndez, 2008; 2013). En la medida en que dominios y relaciones ya se encuentran interpretados, los grafos también representan las estructuras del mundo que, en caso de existir, parecen comportarse como la teoría señala, e.g., aquellas porciones del mundo a las que se aplica la teoría.

6.1 Grafo modelo de la teoría de construcción de nicho

La Figura 3 ilustra la estructura lógico-conceptual de la TCN, misma que se antoja más compleja que la ofrecida en las figuras 1 y 2. Los recuadros representan



conjuntos y las flechas funciones: su origen corresponde al dominio, y su destino al codominio (todas las relaciones representadas son funciones, razón por la cual se representan mediante flechas, ya que se trata de objetos dirigidos). Algunas de las flechas tienen más de un origen, pero ninguna tiene más de un destino (en tanto funciones, su imagen es unívoca). Los funcionales (funciones de funciones), son representadas como flechas cuyo origen es otra flecha u otras flechas. La clave cromática al pie indica el papel epistémico que corresponde a los distintos conceptos representados.

El grafo de la Figura 3 (mismo que se recomienda tener a la vista durante la lectura de lo que sigue), representa lo que ocurre para dos generaciones sucesivas de organismos, la parental en la parte superior y la filial en la inferior. Los conceptos indicados en rojo representan la porción TCN-no teórica, es decir, demarcan aquella porción de la teoría que nos indica su ámbito de aplicación, la región del mundo donde tiene sentido preguntarse si la teoría se aplica o no (Balzer, Moulines y Sneed, 1987).[8]

En la parte superior derecha los conjuntos denominados: $\Pi_1, \ldots, \Pi_j$, representan una serie de parámetros ambientales bio-físico-químicos que actúan sobre un organismo. En consonancia con Hutchinson (1944, 1957), el ambiente de un organismo (H) es conceptuado como el producto cartesiano (indicado por el símbolo: "×") de tales parámetros ($H= \Pi_1 \times \Pi_2 \times \Pi_3 \times \ldots \times \Pi_j$), se trata de un espacio j-dimensional donde cada punto representa un mosaico de los distintos valores que pueden tomar los parámetros considerados (una determinada temperatura, una cierta concentración de CO_2, la presencia o ausencia de un depredador o, incluso, parámetros de naturaleza cultural como podrían ser la presencia de un determinado sistema de crianza). Las líneas punteadas asociadas a los productos cartesianos que tienen varios orígenes y un solo destino sentido, indican definiciones. Desde un tipo de vista lógico, pueden ser consideradas postulados de existencia que indican que el objeto que se define (destino) cons-

[8] La distinción entre términos T-no-teóricos y términos T-teóricos es relativa a cada teoría (T) y no depende de su significado sino de la forma en que "funcionan". Los términos T-no teóricos expresan conceptos previamente disponibles, cuyo uso (identificación o determinación) no presupone la validez de las leyes de T. Por su parte, los términos T-teóricos expresan aquellos conceptos que T postula para explicar los datos o fenómenos sobre los que versa. Aunque esta distinción, de alguna manera ya había sido anticipada por Hempel (1970), es en la Concepción Estructuralista en donde se desarrolla a cabalidad.



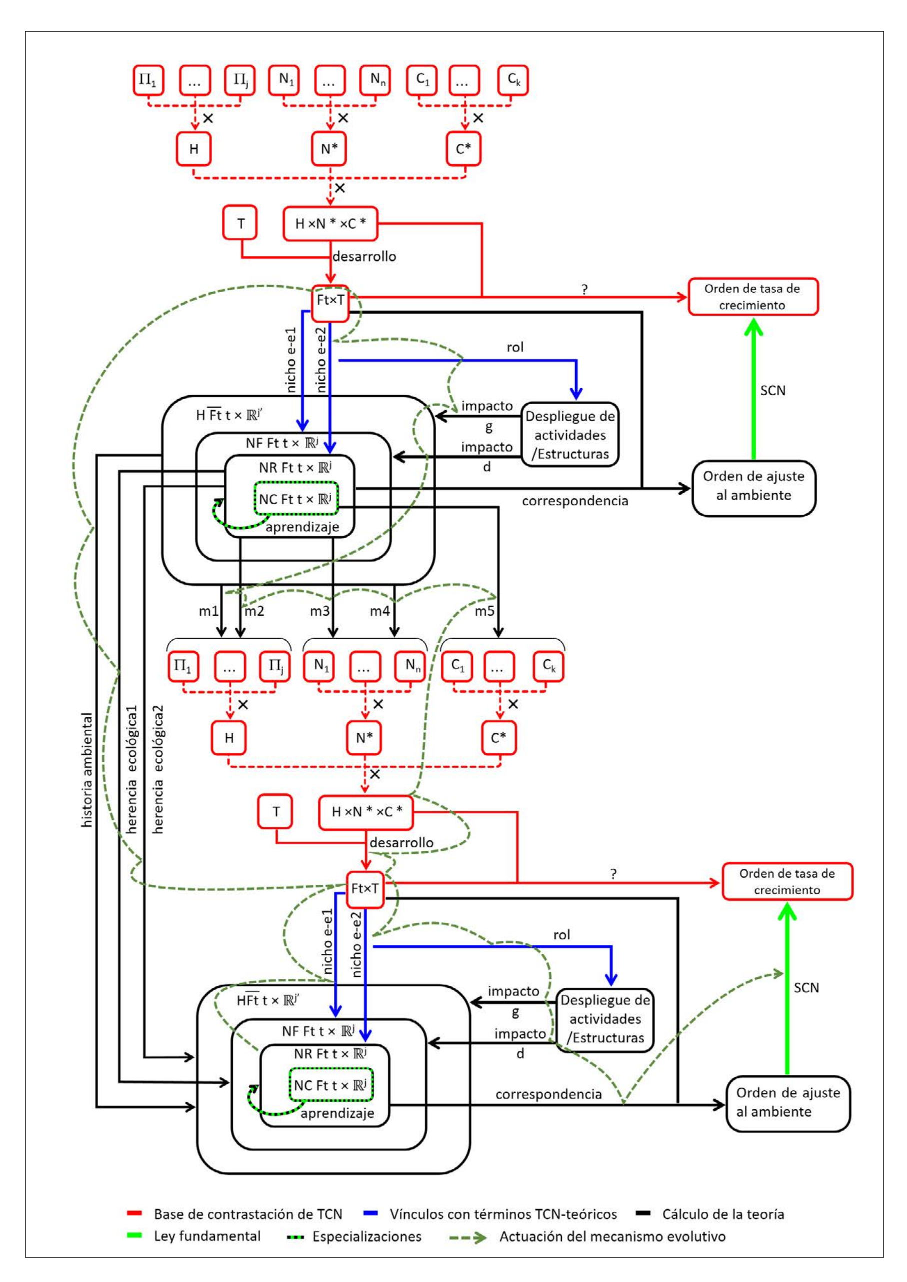


Figura 3. Grafo-modelo de la TCN. Explicación en el texto.

tituye un conjunto aceptado por la teoría como una entidad con sentido. Por ejemplo, nos dicen que el conjunto de ambientes H es un producto cartesiano desde Π_1 hasta Π_j o que C* es el producto cartesiano de C_1 hasta C_n.[9]

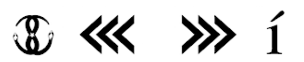
A la derecha de los parámetros $\Pi_1, \ldots, \Pi_j$ aparecen una serie de conjuntos rotulados como $N_1, \ldots, N_n$ que representan una serie de normas de reacción heredables (una norma de reacción describe el rango de variaciones que puede tomar la expresión fenotípica de un genotipo en función de los diferentes ambientes y puede referirse a aspectos anatómicos, fisiológicos, conductuales, psíquicos, ecológicos, etcétera; Lewontin, 2000; Griffiths, Miller, Suzuki *et al.*, 2000).[10] *Mutatis mutandis*, las distintas N_i (con $1 \leq i \leq n$) aproximadamente se corresponden a las clases genéticamente heredables dentro de la teoría estándar de la evolución. Para la perspectiva de la TCN, la herencia de un genotipo no conlleva un fenotipo sino un conjunto de potencialidades de expresión de los genotipos en los distintos ambientes, esto es, una norma de reacción.[11] De manera similar a la forma en como de obtiene el conjunto H, el conjunto N* representa el producto cartesiano de las distintas normas de reacción, cada elemento de N* está constituido por un mosaico de normas de reacción.[12]

[9] Dentro de TCN, a cada clase de fenotipos le corresponde una determinado punto o región de este espacio y cabe aclarar que una misma región espacio-temporal puede ser habitada por distintas especies para las cuales sean pertinentes descripciones ambientales diferentes, pues las formas en que los organismos de una población o especie se ven afectados por o interactúan con sus ambientes son muy variadas y esencialmente dependen de su forma de vida (nicho). Aquí sólo se consideran aquellos parámetros que efectivamente actúan sobre los organismos considerados. Determinar con precisión cuáles son los parámetros pertinentes no es una cuestión que pueda conocerse *a priori*, sino que depende de cada caso y puede ir variando a lo largo de las generaciones.

[10] Cada N_i (con $1 \leq i \leq n$) representa un conjunto de normas de reacción de un mismo tipo y para que pueda ser objeto de estudio de la TCN se requiere que existan al menos dos variantes (pues la teoría se basa en la comparación de frecuencias relativas).

[11] Dicho sea de paso, el concepto de norma de reacción puede ser considerado como la faceta genotípica del concepto de plasticidad fenotípica, es decir, la capacidad de un genotipo de producir más de un fenotipo cuando es expuesto a diferentes ambientes, en particular durante determinados momentos críticos del desarrollo (Whitman, y Anurag, 2009).

[12] Determinar una norma de reacción es una actividad complicada pues requiere someter a prueba numerosos individuos genéticamente idénticos o casi idénticos en una amplia variedad de ambientes, es por ello que numerosos modelos de la TCN no tratan con normas de reacción sino directamente con genes. No obstante, aquí hemos preferido hablar de normas de reacción pues ello otorga mayor consistencia a lo que se afirma acerca sobre la formación de los fenotipos en desarrollo. Sin embargo, no habría problema en cambiar este aspecto y *mutatis mutandis* hablar de genes o genotipos.



A la derecha de las normas de reacción, los conjuntos $C_1, \ldots, C_k$ corresponden a conjuntos de tipos de características adquiridas (o aprendidas). La TCN se separa de teorías de corte pos-weismanniano al postular un papel evolutivo para las características adquiridas o aprendidas. Nos referimos a cosas como tener preferencia por cazar en determinadas regiones más que en otras también disponibles, o poseer determinados patrones de canto (que dependen de la población en la cual se desarrollan los organismos), o cruzar los ríos tradicionalmente por lugares específicos y no por otros, o ser un castor, vivir en una represa construida por nuestros ancestros que ya no existen, o criar determinado tipo de hongos, plantas o animales. Este tipo de características no pueden establecerse *a priori* y varían a lo largo del tiempo y en función de las poblaciones específicas que se consideran.

T representa la noción de tiempo, en una primera aproximación se concibe como una sucesión de generaciones o de intervalos discretos que pueden ser numerados empleando los números naturales y que preservan la estructura de éstos. En refinamientos posteriores, es posible que algunos modelos requieren una noción de tiempo más sofisticada que, en lugar de ser isomorfa con los números naturales lo sea con los números reales, a fin de permitir el empleo del cálculo y la diferenciación de algunas funciones como la tasa de crecimiento o alguna otra función que tome valores continuos aquí basta que sirva como contador de generaciones o de intervalos discretos. Las escalas consideradas por la TCN varían desde las magnitudes geológicas (millones de años) hasta escalas propias de los eventos que transcurren en una vida (de años a minutos dependiendo de las especies consideradas).

Una vez que los conjuntos H, N* y C* han sido construidos es posible constituir el conjunto de todas las ternas conformadas por una secuencia de parámetros ambientales, una secuencia de normas de reacción y una secuencia de

Cabe añadir que la visión de la TCN que se presenta no corresponde a ningún autor en particular pues toma elementos de diversos proponentes, en particular la idea de norma de reacción está más en consonancia con Lewontin que con Odling-Smee y compañía. Pasa que en muchas ocasiones en filosofía de la ciencia se emplean los nombres de las teorías como refiriendo a individuos cuando se trata de clases. Aquí hemos optado por presentar un estereotipo a-histórico buscando que, sin traicionar el espíritu general de la propuesta de construcción de nicho, posea una mayor consistencia interna.



características adquiridas (e.g., su producto cartesiano, H× N*× C*).[13] La función denominada "desarrollo" le asigna a cada par conformado por un determinado intervalo temporal y una terna como las que acabamos de describir, un determinado fenotipo durante ese intervalo temporal (un elemento del conjunto Ft×T). Recuérdese que en la TCN los fenotipos no se heredan, sino que se reconstruyen durante el desarrollo y no permanecen constantes a lo largo del mismo.

Para concluir la presentación de los conceptos que conforman base de contrastación de la TCN, la función marcada con un signo de interrogación (?) asigna una posición dentro del orden de tasas de crecimiento (o algún otro indicador matemático que represente un orden de éxito reproductivo) a los diferentes fenotipos, con respecto al tiempo de desarrollo, los ambientes (H) y las normas de reacción y características adquiridas que los conforman. Para la TCN, los cambios de frecuencias relativas constituyen la forma en la que se manifiesta la evolución (y en consecuencia deben poderse determinar sin presuponer la validez de sus leyes. Podría decirse que esta función representa la pregunta central de la que tratan de dar cuenta diferentes teorías evolucionistas, tanto las diferentes versiones de la selección natural como la versión de la TCN que aquí se presenta, pues tal función encierra la interrogante acerca de cómo las diferentes clases de organismos van cambiando sus frecuencias relativas a lo largo del tiempo y de esta forma van direccionando la evolución de las poblaciones.

Las funciones marcadas en azul permiten la introducción de los términos TCN-teóricos. Se trata de conceptos que, al igual que la ley fundamental y las leyes especiales, permiten conectar la base de contrastación de la TCN con su superestructura teórica. Las funciones denominadas "nicho e-e1" y "nicho e-e2" nos permiten asignar, respectivamente, el nicho ecológico-evolutivo fundamental y el nicho ecológico-evolutivo realizado que corresponden a una determinada clase de fenotipos en un intervalo dado. La función denominada "rol" es una

[13] Dada la enorme complejidad de los espacios n-dimensionales que definen los ambientes (y en consecuencia los nichos), las normas de reacción y las características adquiridas, normalmente dentro de los distintos modelos de la TCN, no se consideran todos los parámetros, ni las normas o los rasgos simultáneamente, sino que sólo se considera una porción restringida, en consideración a diferentes condiciones o intereses que se determinan caso a caso. Lo mismo ocurre muchas otras teorías en biología, por ejemplo, aunque los organismos en la Genética Mendeliana fueron considerados secuencias o mosaicos de características, nunca algún caso de aplicación de la genética mendeliana agotó todas las características mendelianas para algún organismo completo.



función que depende de la función "nicho e-e2" y asocia a cada clase de fenotipos que en un determinado momento ocupan un nicho realizado el conjunto de roles, entendidos en términos de actividades y estructuras, que ese fenotipo despliega en ese nicho. Podría decirse que un rol tiene sentido para un organismo una vez que se ha determinado cuál es el nicho considerado, es por ello que aquí se representa como dependiente de la función que asigna el nicho realizado.

Los conceptos enmarcados en negro integran la superestructura teórica de la TCN. Son los conceptos que TCN postula a fin de dar cuenta de la manera en como la construcción de nicho constituye un mecanismo evolutivo. Como es de esperarse, uno de los aspectos más destacados de la TCN es la manera en cómo se conceptualiza la noción de nicho ecológico-evolutivo. Odling-Smee *et al.* (2003) afirman que su noción de nicho evolutivo consiste en destacar la parte evolutiva del concepto de nicho de Hutchinson, sostenemos que no se trata tanto de destacarla como de incluirla, pues en la imagen puramente ecológica de nicho la idea de presión de selección no está presente. En nuestra modelización, hemos conjuntado la idea de nicho ecológico con el concepto de presión de selección, de manera que se preserve la tesis de que un nicho es un constructo relativo a una determinada clase de organismos. A cada uno de los factores ambientales que conforman un determinado nicho le hemos asociado un componente que indica la magnitud de la presión de selección para ese parámetro. Si, para una determinada clase de fenotipos en un momento determinado, su correspondiente nicho ecológico está dado por el vector j dimensional "n.e. = $\langle \pi_1, \pi_2, \ldots, \pi_j \rangle$", entonces, diremos que un nicho ecológico evolutivo (ya sea fundamental o realizado) está dado por un par de vectores j-dimensionales la primer componente del par expresa el nicho ecológico y la segunda los valores de los números reales que indican las magnitudes de la presión de selección para los correspondientes parámetros ambientales, según su subíndice, en otros términos: "n.e.e. = $\langle\langle \pi_1, \pi_2, \ldots, \pi_j \rangle, \langle r_1, r_2, \ldots, r_j \rangle\rangle$".[14] El conjunto "NF Ft t × $\mathbb{R}^j$" que aparece como codominio de la función "nicho e-e1" constituye el conjunto de los nichos ecológicos fundamentales de los diferentes fenotipos que existen en el tiempo t en conjunción con las

[14] Este tratamiento de las presiones de selección está inspirado en la metáfora de Darwin de las mil cuñas que presionan sobre las distintas partes del cuerpo para adaptarlo a su lugar en la economía de la naturaleza (Darwin, 1838, nota 135e).

correspondientes presiones de selección para cada uno de los parámetros ambientales que conforman el nicho ecológico. Conviene precisar que las presiones de selección indican la medida en que un determinado parámetro ambiental favorece o desfavorece a un determinado fenotipo en relación a otros. Se trata de un concepto relacional que depende de la constitución de toda la población y de sus formas de vida pues básicamente establece diferencias entre los distintos fenotipos con respecto a un ambiente dado y a las maneras de relacionarse con ese ambiente (*Cfr*. Caponi, 2016) (si no hay diferencias en la forma como un determinado parámetro afecta a los diferentes fenotipos se debe asignar un valor de cero a todos los fenotipos respecto a ese parámetro).

En torno a la noción de nicho ecológico evolutivo se observan una serie de anidamientos. El conjunto de los nichos fundamentales "NF Ft t $\times \mathbb{R}^j$" incluye dentro de sí, como un subconjunto propio al conjunto "NR Ft t $\times \mathbb{R}^j$" que representa el concepto de nicho realizado mismo que, de manera análoga al de nicho fundamental, está conformado por pares de elementos, sólo que en este caso el primer elemento de tales pares refiere al conjunto de factores ambientales que de hecho tienen un impacto sobre los organismos (y no sólo a los que podrían tenerlo). Cuestiones como la competencia, la migración o contingencias ambientales, pueden restringir fuertemente o tornar inaccesibles determinados parámetros ambientales que actúan sobre los organismos (en principio, los parámetros ambientales que se incluyen dentro del nicho realizado son los mismos que los que se incluyen dentro del nicho fundamental, pero sus magnitudes son menores).

Hemos recuperado como una especialización[15] la idea de nicho cultural, mismo que constituye subconjunto propio del nicho realizado y puede definirse como aquel subconjunto de parámetros ambientales que necesariamente tienen un componente cultural, e.g., que existen en virtud del ejercicio de una cultura (razón por la cual no están presentes en todos los modelos pues no todas las

[15] Siguiendo las tesis de la concepción estructuralista (*cfr*. Balzer, Moulines y Sneed, 1987), concebimos a las especializaciones como restricciones que no están presentes en todos los modelos y que se construyen especificando determinadas condiciones adicionales o concreciones sobre conceptos previos. Tienen por objeto dotar de contenido a formulaciones generales que es deseable mantener con un alto nivel de abstracción a fin de permitir la multi-realizabilidad de los diferentes modelos de una teoría, pues algunas especializaciones son incompatibles entre sí, o se presentan en diferentes líneas (de especialización) dentro de un orden jerárquico arbóreo.



especies muestran este tipo de fenómenos).[16] Como mencionamos habitualmente son un potenciador (tanto positivo como negativo) de nuestras capacidades de construcción de nicho. A título de ejemplo de ambos tipos de parámetros ambientales de naturaleza cultural considérese los efectos que sobre las correspondientes poblaciones locales tuvieron las herramientas para la tala de árboles en la Isla de Pascua o el empleo de antibióticos en las poblaciones occidentales de principios del siglo XX. Es obvio que la adquisición de determinados comportamientos culturales puede modificar significativamente las magnitudes de los parámetros asociados a los nichos realizados y sus correspondientes presiones de selección. La función rotulada como "aprendizaje", también considerada una especialización, recupera esta idea.

Existe un último concepto asociado a la idea de nicho que nos permite recuperar la incidencia que una determinada especie tiene sobre sus vecinas. Aquí lo hemos considerado como el complemento conjuntista de un nicho determinado y expresa la conjunción de todos los nichos ecológico-evolutivos que no pertenecen a la especie que es objeto de nuestra atención. En este conjunto contiene los parámetros ambientales que son pertinentes para otras especies conjugados con sus respectivas presiones de selección. Hemos denominado a este conjunto como: "$H\ \overline{Ft}\ t \times \mathbb{R}j'$".

Como señalamos, el codominio de la función "rol" es un conjunto de las actividades y estructuras que despliegan los fenotipos en sus respectivos nichos. Éstas, mediante el proceso de construcción de nicho, impactan el medio de diversas maneras lo que genera cambios tanto en la magnitud de los parámetros ambientales como en los valores de las presiones de selección asociadas a los mismos. Las funciones "impacto g" e "impacto d" recuperan esta idea. La primera (impacto global), recoge los cambios que afectan a otras especies y se registra en el conjunto $H\ \overline{Ft}\ t \times \mathbb{R}j'$, mismo que contiene la totalidad de los nichos ecológico-evolutivos de las especies que se ven afectadas. La segunda (impacto sobre la descendencia) reúne los impactos que afectan a la propia descendencia y se consigna en el conjunto que contiene a los nichos fundamentales de dicha especie ($NF\ Ft\ t \times \mathbb{R}j$).

[16] Actualmente se reconocen procesos culturales en una amplia gama de especies que incluyen peces, reptiles, aves y mamíferos (Laland y Hoppitt, 2003; Dean *et al.*, 2014) pero es claro que sería difícil atribuir procesos culturales a algunas especies de las que sí predicamos construcción de nicho, como, por ejemplo, cianofitas o diatomeas.

Una serie de funciones dirigidas hacia la parte inferior del esquema indican los ítems más destacados que afectan a la siguiente generación. Las funciones "m1" y "m2" indican las modificaciones que impactan tanto la lista de los parámetros ambientales considerados como sus magnitudes. "m1", recoge los impactos debidos a las modificaciones causadas por otras especies, y "m2" las derivadas de los cambios en los nichos realizados por la generación parental de la misma especie. Las funciones "m3" y "m4" congregan, respectivamente los impactos que cambios en los nichos realizados por otras especies o por la propia pueden tener sobre las normas de reacción. Finalmente "m5" nos indica las formas en que el aprendizaje modifica las características adquiridas o aprendidas.[17]

Las funciones denominadas "herencia" nos indican el legado de los impactos que las elecciones, construcciones y actividades de los organismos han tenido sobre el entorno en forma de presiones de selección modificadas. La flecha marcada "herencia ecológica 1" representa las afectaciones que la generación parental, a través de las modificaciones en su nicho realizado, tanto en los parámetros ambientales como en las presiones de selección modificadas, transmite a las generaciones futuras de su propia especie. Por su parte, la función denominada "herencia ambiental 2" congrega las modificaciones que afectan a los nichos ecológico-evolutivos de otras especies.

La flecha marcada "historia ambiental" nos indica la sucesión contingente de estados ambientales que no dependen del nicho de ningún organismo, sino que solamente son el "escenario" donde las modificaciones del nicho ocurren y que potencialmente pueden llegar a conformar el nicho de alguna especie.

Las flechas negras denominadas "correspondencia" nos indican que, a los diferentes fenotipos, en función de las presiones de selección que sufren en sus nichos realizados, se les puede asignar un orden de correspondencia o de ajuste a los mismos. Tal orden pondera la magnitud e importancia de las distintas presiones de selección y otorga las mejores posiciones a aquellos que poseen las menores presiones de selecciones, global y ponderadamente consideradas.

Las flechas verdes rotuladas "SCN" (selección por correspondencia al nicho) expresan la ley fundamental de la TCN. Nos indican que, el orden de ajuste al

[17] Una recopilación de las modificaciones recogidas por las funciones "m" puede verse en Laland, Odling-Smee, y Endler, 2017.



nicho-ecológico-evolutivo-ambiente de las clases de fenotipos inclusivamente heredables, se corresponde con el orden de tasas de crecimiento. Cabe señalar que la correcta aplicación de esta función, de alguna manera presupone el resto del mecanismo propuesto por la TCN. Este concepto es análogo al de selección natural (tanto en su versión neodarwiniana, como dentro de la síntesis moderna), pues, en todos los casos, el orden de eficiencia reproductiva mapea otro orden, de adaptación, para la versión neodarwiniana, de *fitness*, para la síntesis moderna y de correspondencia al ambiente, para la TCN.

La flecha verde oscuro curva punteada que va tocando diferentes conceptos, no representa tanto una función o ley de la TCN como un explicitación de lo presupuesto por la ley fundamental recién enunciada. Hemos decidido marcarla pues muestra de manera esquemática, el comportamiento implícito del mecanismo (causal) propuesto por la TCN, ya que enlaza de manera sinóptica a los distintos conceptos postulados que de una u otra manera participan en la determinación de la función SCN. Su significado puede enunciarse mediante la siguiente larga oración: "Los herederos ecológicos de aquellos fenotipos a los que se asignó un nicho ecológico evolutivo realizado, en el que desempeñaron un determinado rol, que provocó impactos (g y d) que obligaron a la modificación de: los parámetros ambientales, las normas de reacción o las características adquiridas a partir de las que se conformaron y desarrollaron los fenotipos de la siguiente generación y que a su legado ecológico sumaron los impactos de sus propias actividades y productos de tal manera que las presiones de selección de sus nichos ecológico evolutivos realizados poseen presiones de selección menores con respecto a otros fenotipos, mejorarán su posición en el orden de ajuste-correspondencia al ambiente y a consecuencia de ello mejorará también su posición en el orden de las tasas de crecimiento". Esta enunciación es consistente con los criterios para probar la presencia de construcción de nicho y su impacto evolutivo postulados por Matthews, De Meester, Jones *et al.*, (2014) y retomados un par de años más tarde por Laland, Matthews y Feldman.

1. Un organismo debe modificar significativamente las condiciones ambientales;
2. Las modificaciones ambientales mediadas por organismos deben influir en las presiones de selección en un organismo receptor;
3. Debe haber una respuesta evolutiva en al menos una población receptora causada por la modificación ambiental (2016: 193).



El grafo recupera la estructura fundamental de TCN y nos permite señalar los aspectos más destacados de la misma, no obstante, una reconstrucción que recupere el desarrollo de los organismos de manera más detallada (uno que incorpore más claramente aspectos como la plasticidad fenotípica o la asimilación genética) requiere una idea de tiempo más refinada y más extensa que la que, en aras de la brevedad y siguiendo los esquemas de los arquitectos de la TCN, se ha usado en esta primera aproximación. Tal refinamiento permitiría visualizar la estructura constitutivamente compleja de la propuesta de la TCN.

Como una nota destacada de la estructura de TCN, en torno a la noción de nicho se muestran una serie de anidamientos, que abarcan desde los nichos de especies de organismos distintas a la considerada, hasta nichos exclusivos de ciertas especies incluidos como especializaciones (nicho cultural). Es de esperarse que a estos anidamientos se sumen otros para constituir líneas de especialización futuras, pues las formas en que se puede subdividir la noción de nicho son múltiples y pueden responder a intereses muy variados (*cfr*. Casanueva y Vergara, 2018).

A pesar de lo señalado por los proponentes de la TCN, la postulación de la construcción de nicho no requiere de la idea de selección natural tal como es empleada por la síntesis moderna o la visión estándar de la evolución. Aunque la TCN sí es una teoría seleccionista, en el sentido de que el orden de eficiencia reproductiva se determina siguiendo el orden de otro parámetro que "selecciona" las mejores clases (el orden de correspondencia al nicho), el concepto selectivo no coincide con la idea de selección natural presente en la síntesis moderna o en la visión estándar de la evolución. A fin de mantener clara la diferencia entre ambos tipos de conceptos selectivos se sugiere emplear el nombre de selección por correspondencia al nicho (SCN) para el criterio selectivo de la TCN. El concepto puede ser similar al de selección natural e incluso en algunos modelos recortados o parciales de la TCN (modelos en los que se hayan eliminado las características adquiridas y no se hable de la herencia de normas de reacción sino de la herencia genética de rasgos), puede ser coextensivo con éste, pero incluso ahí, se trata de conceptos distintos de igual manera que las expresiones "Lucero matutino" y "Lucero vespertino" poseen distinto

significado aunque refieran a la misma entidad tal como "triángulo equilátero" y "triángulo equiángulo" poseen distinto significado aunque se refieran obligadamente a las mismas entidades.

Referencias

ARCHETTI, E. (2015). Three Kinds of Constructionism: The Role of Metaphor in the Debate overm Niche Constructionism. *Biological Theory*, *10*(2), 103-115.

ARIEW, A., y Lewontin, R. C. (2004). The confusions of fitness. *The British Journal for the Philosophy of Science*, *55*(2), 347-363.

BALZER, W. Moulines, C. U. y Sneed, J. D. (1987). *An Architectonic for Science: The Structuralist Program.* Reidel, Dordrecht.

BARKER, J.S.F. (2009). Defining Fitness in Natural and Domesticated Populations. In: van der Werf J., Graser HU., Frankham R., Gondro C. (eds) *Adaptation and Fitness in Animal Populations*. Springer, Dordrecht. pp. 3-14.

BORENSTEIN, E., Kendal, J., y Feldman, M. (2006). Cultural niche construction in a metapopulation. *Theoretical Population Biology*, *70*(1), 92-104.

BOYD, R., Richerson, P. J. y Henrich, J. (2011). The cultural niche: Why social learning is essential for human adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108 (Supplement 2), 10918-10925.

CASANUEVA, M. (2011). A Structuralist Reconstrucion of the Mechanism of Natural Selection in Set Theory, and Graph Formats. En J. Martínez Contreras y A. Ponce de León (Eds.), *Darwin's evolving legacy*. México: Siglo XXI. pp. 177-192.

CASANUEVA, M. y Méndez, D. C. (2008). Teoría y experimento en Genética Mendeliana: una exposición en imágenes. *Theoria. Revista de Teoría, Historia y Fundamentos de la Ciencia*, *23*(3), 285-306.

CASANUEVA, M. y Méndez, D. (2013). Poblaciones de modelos y dinámicas científicas. *Stoa*, *3* (5). 159-179.

CASANUEVA, M. y Vergara, F. (2018). Teoría de construcción de nicho, "síntesis evolutiva extendida" y filosofía de la ciencia: discusiones pendientes. En Muñoz, J. (ed.), *La Biología Evolutiva Contemporánea ¿Una revolución más en Ciencia?* Ciudad de México, UNAM, (en prensa).

CAPONI, G. (2016). Subordinación explicativa de la construcción de nichos a la selección natural. *Filosofia e História da Biologia*, 11(2): 203-220.

DARWIN, C.R. (1838). Notebook D: [Transmutation of species]. Nota 135e http://darwin-online.org.uk/content/frameset?keywords=wedges&pageseq=113&itemID=CUL-DAR123.-&viewtype=text

DAWKINS, R. (2004). Extended phenotype—but not too extended. A reply to Laland, Turner and Jablonka. *Biol. Philos*. 19:377-396.

DEAN, L. G., Vale, G. L., Laland, K. N., Flynn, E., y Kendal, R. L. (2014). Human cumulative culture: a comparative perspective. *Biological Reviews*, 89(2), 284-301.

DONOHUE, K. (2005). Niche construction through phenological plasticity: life history dynamics and ecological consequences: Research review. *New Phytologist*, *166*(1), 83-92.

ELLIS, E. C., Richerson, P. J., Mesoudi, A., Svenning, J. C., Odling-Smee, F. J. y Burnside, W. R. (2016). Evolving the human niche. *Letter to PNAS* del 10 de junio de 2016 en respuesta a Boivin, N. L., Zeder, M. A., Fuller, D. Q., Crowther, A., Larson, G., Erlandson, J. M., Denham, T. y Petraglia, M. D. (2016). Ecological consequences of human niche construction: Examining long-term anthropogenic shaping of global species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 6388-6396.

ELTON, C. S. (2001). *Animal ecology*. Chicago: University of Chicago Press.

ENDLER, J.A. (1986). *Natural Selection in the Wild*, Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

GILBERT, S. F. y Epel, D. (2009). *Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine, and evolution*. Sunderland, MA: Sinauer.

GRIFFITHS, A. J. F., Wessler, S.R., Lewontin, R. C., Gelbart, W. M., Suzuki D.T. y Miller, J.H. (2004), Norm of reaction and phenotypic distribution. En: *An Introduction to Genetic Analysis* W.H. Freeman y Co Ltd. Octava edición pp. 651-652.

GRIFFITHS, P. E. (2005). Review of "Niche Construction". *Biology y Philosophy*, *20*(1), 11-20.

GRINNELL, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, *34*(4), 427-433.

GRINNELL, J. (1924). Geography and Evolution. *Ecology*, *5*(3), 225-229.



HEMPEL, C.G. (1970). On the "Standard" Conception of Scientific Theories. En Radnor, M. y Winokur, S. (eds.) *Minnesota Studies in the Philosophy of Science*, Minneapolis, University of Minnesota Press. 4, 142-163.

HUI, C., Li, Z., y Yue, D. (2004). Metapopulation dynamics and distribution, and environmental heterogeneity induced by niche construction. *Ecological Modelling*, *177*(1-2), 107-118.

HUTCHINSON, G. E. (1941). Limnological Studies in Connecticut: IV. The Mechanisms of Intermediary Metabolism in Stratified Lakes. *Ecological Monographs*, *11*(1), 21-60.

HUTCHINSON, G. E. (1978). *An introduction to population ecology*. New Haven: Yale University Press.

IHARA, Y. y W. Feldman, M. (2004). Cultural niche construction and the evolution of small family size. *Theoretical Population Biology*, *65*(1), 105-111.

JABLONKA, E. (2004). From replicators to heritably varying phenotypic traits: the extended phenotype revisited. *Biol. Philos*. 19, 353-375.

JONES, C. G., Lawton, J. H., y Shachak, M. (1994). Organisms as Ecosystem Engineers. En F. B. Samson y F. L. Knopf, *Ecosystem Management* New York, NY: Springer New York. pp. 130-147.

JONES, C. G., Lawton, J. H., y Shachak, M. (1997). Ecosystem engineering by organisms: why semantics matters. *Trends in Ecology y Evolution*, *12*(7), 275.

KENDAL, J., Tehrani, J. J., y Odling-Smee, J. (2011). Human niche construction in interdisciplinary focus. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 366(1566): 785-792.

KERR, B., Schwilk, D. W., Bergman, A., y Feldman, M. W. (1999). Rekindling an old flame: A haploid model for the evolution and impact of flammability in resprouting plants. *Evolutionary Ecology Research*, *1*, 807-833.

KYLAFIS, G., y Loreau, M. (2008). Ecological and evolutionary consequences of niche construction for its agent. *Ecology Letters*, *11*(10), 1072-1081.

LALAND, K. N. (2004). Extending the Extended Phenotype. *Biology and Philosophy*, *19* (3), 313-325.

LALAND, K. N., y Hoppitt, W. (2003). Do animals have culture? Evolutionary Anthropology: *Issues, News, and Reviews*, 12(3), 150-159.



LALAND, K. N., Matthews, B., y Feldman, M. W. (2016). An introduction to niche construction theory. *Evolutionary Ecology*, *30* (2), 191-202.

LALAND, K. N. y O'Brien, M. J. (2011). Cultural niche construction: An introduction. *Biological Theory*, 6 (3), 191-202.

LALAND, K. N., Odling-Smee, F. J., y Endler, J. (2017). Niche construction, sources of selection and trait coevolution. *Interface focus*, 7(5), 20160147. p. 4.

LALAND, K. N., Odling-Smee F. J., y Feldman M. W. (1996). On the evolutionary consequences of niche construction. *J. Evol. Biol.* 9, pp. 293-316.

LALAND, K. N., Odling-Smee, F. J., y Feldman, M. W. (1999). Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *96* (18), 10242-10247.

LALAND, K. N., Odling-Smee, F. J., y Feldman, M. W. (2000). Niche construction, biological evolution, and cultural change. *The Behavioral and Brain Sciences*, *23* (1), 131-146; discussion 146-175.

LALAND, K.N., Odling-Smee, F. J., y Feldman, M. W. (2001). Cultural niche construction and human evolution. *Journal of evolutionary biology*, 14 (1), 22-33.

LALAND, K.N., Odling-Smee, F. J., y Turner, S. (2014). The role of internal and external constructive processes in evolution. *The Journal of physiology*, 592(11), 2413-2422.

LALAND, K.N. y Sterelny, K. (2006). Perspective: Seven Reasons (Not) to Neglect Niche Construction. *Evolution*, *60* (9), 1751.

LALAND, K.N., Sterelny, K., Odling-Smee, F. J., Hoppitt, W., y Uller, T. (2011). Cause and Effect in Biology Revisited: Is Mayr's Proximate-Ultimate Dichotomy Still Useful? *Science*, *334* (6062), 1512-1516.

LALAND K. N., Uller, T., Feldman, M. W., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek, A., Jablonka, E., y Odling-Smee F. J. (2014). Does evolutionary theory need a rethink? Yes, urgently. *Nature*, 514(7521), 161-164.

LALAND, K. N., Uller, T., Feldman, M. W., Sterelny, K., Müller, G. B., Moczek, A., Odling-Smee, F. J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proc. R. Soc. B*, *282* (1813), 20151019.

LEHMANN, L. (2008). The Adaptive Dynamics of Niche Constructing Traits in Spatially Subdivided Populations: Evolving Posthumous Extended Phenotypes. *Evolution*, *62*(3), 549-566.



Levins R., y Lewontin, R. C. (1985). *The dialectical biologist*. Harvard University Press, Cambridge.

Lewontin, R. C. (1983). Gene, organism, and environment. En D. S. Bendall (Ed.), *Evolution from Molecules to Men* (pp. 273-285). Cambridge: Cambridge University Press.

Lewontin, R. C. (2000). *The triple helix: gene, organism, and environment*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.

Martin, P. y Bateson, P. (1999). *Design for a life: how behavior develops*. London, UK: Jonathan Cape.

Mathen, M. y Ariew, A. (2002). Two ways of thinking about fitness and natural selection. *Journal of Philosophy*: Volume 99, No. 2, 55-83.

Matthews, B., De Meester, L., Jones, C. G., Ibelings, B. W., Bouma, T. J., Nuutinen, V., … Odling-Smee, J. (2014). Under niche construction: an operational bridge between ecology, evolution, and ecosystem science. *Ecological Monographs*, *84*(2), 245-263.

Moulines, C. U. (2011). Cuatro tipos de desarrollo teórico en las ciencias empíricas. *Metatheoria–Revista de Filosofía e Historia de la Ciencia*, 1(2), 11-27.

O'Brien, M. J., y Laland, K. N. (2012). Genes, Culture, and Agriculture: An Example of Human Niche Construction. *Current Anthropology*, *53*(4), 434-470.

Odling-Smee, F. J. (1988). Niche-constructing phenotypes. En H. C. Plotkin (Ed.), *The Role of Behavior in Evolution* (pp. 73-132). Cambridge, MA: The MIT Press.

Odling-Smee, F. J. (2006). How niche construction contributes to human gene–culture coevolution. *Social information transmission and human biology*, 39-57.

Odling-Smee, F. J. (2007). Niche inheritance: a possible basis for classifying multiple inheritance systems in evolution. *Biol. Theory* 2, 276-289.

Odling-Smee, F. J. (2010). Niche inheritance. En *Evolution: the extended synthesis* (eds Pigliucci M., Muller G. B.), pp. 175-207. Cambridge, MA: MIT Press.

Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., y Feldman, M. W. (1996). Niche Construction. *The American Naturalist*, *147*(4), 641-648.

Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., y Feldman, M. W. (2003). *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press.



ODLING-SMEE, J., y Turner, J. S. (2011). Niche Construction Theory and Human Architecture. *Biological Theory*, *6*(3), 283-289.

OKASHA, S. (2005). On Niche Construction and Extended Evolutionary Theory. *Biology and Philosophy*, *20*(1), 1-10.

PLOTKIN, H. (2007). *Necessary knowledge*. Oxford, UK: Oxford University Press.

POLECHOVÁ, Jitka y Storch, David. (2008). Ecological Niche. *Encyclopedia of Ecology*. 2. 10.1016/B978-008045405-4.00811-9.

SÆTHER, B. E., y Engen, S. (2015). The concept of fitness in fluctuating environments. *Trends in ecology y evolution*, *30*(5), 273-281.

SCHOENER, T. (1989). The Ecological Niche. En J. M. Cherrett (Ed.), *Ecological Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*. Oxford: Blackwell. pp. 79-113.

SCHRÖDINGER, E. (1943). *What is life?* Cambridge, University Press: Cambridge.

SCHWILK, D. W. (2003). Flammability Is a Niche Construction Trait: Canopy Architecture Affects Fire Intensity. *The American Naturalist*, *162*(6), 725-733.

SCHWILK, D. W., y Ackerly, D. D. (2001). Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos*, *94*(2), 326-336.

SCOTT-PHILLIPS, T. C., Laland, K. N., Shuker, D. M., Dickins, T. E., y West, S. A. (2014). The Niche Construction Perspective: A Critical Appraisal. *Evolution*, *68*(5), 1231-1243.

SILVER, M., y Di Paolo, E. (2006). Spatial effects favour the evolution of niche construction. *Theoretical Population Biology*, *70*(4), 387-400.

SOBER, E. (2001). The two faces of fitness. En Singh, R., Paul, D., Krimbas, C., and Beatty J. (eds.), Thinking About Evolution: Historical, philosophical, and political perspectives. Cambridge University Press, Cambridge 2, 309-321.

STERELNY, K. (2003). *Thought in a hostile world. The evolution of human cognition*. Oxford, UK: Blackwell.

STERELNY, K. (2011). From hominins to humans: how sapiens became behaviourally modern. *Phil. Trans. R. Soc. B* 366, 809-822.

TURNER, J. S. (2004). Extended phenotypes and extended organisms. *Biol. Philos*. 19:327-352.

ULLER, T., y Helanterä, H. (2017). Niche construction and conceptual change in evolutionary biology. *The British Journal for the Philosophy of Science,* axx050.



WADA, H., y Sewall, K. B. (2014). Introduction to the Symposium–Uniting Evolutionary and Physiological Approaches to Understanding Phenotypic Plasticity. *Integrative and Comparative Biology*, *54*(5), 774-782.
WADDINGTON, C. H. (1970). Paradigm for an evolutionary process. En C. H. Waddington (Ed.), *Towards a Theoretical Biology*. Edingburgh: Edinburgh University Press. pp. 106-128.
WALLACH, E. (2016). Niche construction theory as an explanatory framework for human phenomena. *Synthese*, *193*(8), 2595-2618.
WELLS, D. A. (2015). The extended phenotype(s): a comparison with niche construction theory. *Biol. Philos.* 30:547-567.
WHITMAN, D.W. y Anurag A. A. (2009). What is Phenotypic Plasticity and Why is it Important? En: *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Ed. Whitman, D.W. y T.N. Ananthakrishnan. Science Publishers. pp. 1-63.

Construcción de nicho humano y materialismo histórico: aproximaciones a un modelo

Diego Méndez Granados*

Resumen: El texto presenta un modelo de construcción de nicho humano —elaborado en atención a principios básicos de la teoría de categorías—, que incorpora algunos conceptos claves del marxismo. Se propone que el esquema puede dar cuenta de dinámicas evolutivas bio-sociales de tiempos históricos. El escrito discute algunos antecedentes sobre la construcción social del nicho humano; a continuación expone los principios generales del aparato categorial que se va a emplear; luego presenta y pormenoriza el modelo en cuestión, y finalmente, a modo de conclusión, reflexiona sobre posibles mejorías.
Palabras clave: teoría de construcción de nicho, materialismo histórico, teoría de categorías, nicho humano, modelo.

1. Introducción

El presente trabajo propone un modelo, a modo de diagrama, que vincula la teoría de construcción del nicho (TCN) —en sus aplicaciones al nicho humano (TCNH)— con ciertas categorías del materialismo histórico, para así brindar una herramienta conceptual que facilite el estudio de dinámicas bio-socio-culturales de poblaciones que viven en sociedades complejas, con instituciones normativas, división social del trabajo, diferenciaciones clasistas (aunque la propuesta también da cabida a comunidades igualitarias) y ricas y diversas cosmovisiones. En suma, se pretende ofrecer un esquema de construcción del nicho humano para el tiempo histórico. Con el fin de darle un nombre, se le designa el modelo de construcción socialmente mediada del nicho humano (MCSMNH); quizá no sea muy imaginativo pero las siglas sirven bien de referente.

* Departamento de Ciencias de la Comunicación, UAM-Cuajimalpa.

El texto está organizado de la siguiente manera: una sección de antecedentes donde se presenta brevemente algunas iniciativas relativas a la construcción social del nicho humano; luego, un apartado donde se explica el aparato semi-formal con el cual se construye el modelo. Dicho instrumental se corresponde con nociones básicas de la teoría de categorías, que se pueden encontrar en libros introductorios al tema como el de Lawvere y Schanuel (2002) —el más privilegiado para el presente escrito—; pero también en Badiou (2014), Goldblatt (2006), McLarty (1992) y otros. Esta porción del texto ofrece una exposición ilustrada, lo más concisa posible sin sacrificar la claridad, de las nociones categoriales que retoma MCSMNH. En el siguiente apartado se presenta y pormenoriza el modelo: primero se discute el armazón conceptual, luego se aborda lo que podría denominarse el principio guía del MCSMNH, es decir, el principio que establece cómo está integrado el armazón para dar lugar a inferencias importantes sobre el asunto de interés —la construcción histórica y socialmente mediada del nicho humano. Finalmente, la última parte del trabajo se corresponde con la conclusión.

2. Antecedentes

Uno de los ejemplos más citados sobre la construcción del nicho humano concierne a los cultivadores de ñame, hablantes del Kwa, de África Occidental (Laland y Boogert, 2010; Laland y O'Brien, 2010; Laland *et al.*, 2000; O'Brien y Laland, 2012; Odling-Smee *et al.*, 2003; Wollstonecroft, 2011). A grandes rasgos, el relato destaca que el cultivo del ñame involucra la desforestación del terreno y la formación de charcas. Estos cuerpos de agua son propicios para la reproducción del mosquito *Anopheles* y la subsecuente propagación de la malaria, dado que el insecto es vector del plasmodio que ocasiona la enfermedad. Los hablantes del Kwa que cultivan ñame suelen presentar el alelo de la anemia falciforme, el cual confiere resistencia a la malaria en estado heterocigoto. De este modo, la práctica de cultivar la planta generó presiones selectivas que fijaron el alelo de la anemia falciforme en la población de cultivadores. Así, la persistencia de esta práctica agrícola a lo largo de las generaciones deviene en una fisionomía del paisaje antropogénico —terrenos deforestados con charcas— que se mantiene con el paso de las generaciones, y tal estado de cosas induce cambios en el pozo genético de las poblaciones descendientes de cultivadores del ñame. La construcción del

nicho humano que brinda este ejemplo se pone más de relieve por el hecho de que hay pueblos hablantes del Kwa que nunca adoptaron tal cultivo, y entre ellos la frecuencia del alelo de la anemia falciforme es mucho menor.

Sin embargo, en ninguno de los textos aludidos que narran esta instanciación de la TCN a un grupo humano se pormenoriza el desarrollo histórico de la organización social y la cosmovisión de los hablantes del Kwa que cultivan ñame. Posiblemente la omisión se deba a que la fijación de un gene, capaz de conferir una resistencia parcial o total a una enfermedad como la malaria, puede tardar entre 200 y 250 generaciones (Nabham, 2013: 85-86), y si bien ese lapso es sorprendentemente corto en los términos de la biología evolutiva, resulta largo desde la perspectiva de la historia de las sociedades. La dinámica social por la cual ha pasado un grupo humano durante 200 generaciones es tan variopinta que difícilmente se pueda identificar la serie de transformaciones político-económicas que tenga un efecto discernible y directo sobre los cambios de las frecuencias génicas de dicha población (o series de poblaciones). O bien —y cabe pensar que es lo más probable— el registro histórico de un pueblo como los Kwa es completamente insuficiente para establecer semejante correlación. Los factores culturales relevantes sólo son aquellos de larga duración, por ejemplo la presencia continua en un territorio y/o ciertos aspectos persistentes de la dieta y la producción de alimentos. Quizá sea por esto que la TCN ha tenido impacto importante en la arqueología (Bruce, 2009; Hodder, 2012; Laland y O'Brien, 2010). No obstante, se antoja pensar que podría facilitar un puente interdisciplinario para estudiar dinámicas bio-sociales de tiempos históricos. De hecho, algunos antropólogos, economistas e historiadores ambientales lo han visto así.

¿Qué clase de aplicación histórica de TCN se tiene pensada en el presente texto? En términos ideales, consistiría en elaborar un modelo completo de la teoría —en el cual interactúan la herencia cultural, ecológica y genética— a un episodio relativo al desarrollo de una formación social, para el cual hay registros escritos o de otra índole que permiten reconstruir: 1) las relaciones de producción e intercambio de esa formación social (interna y con otras formaciones) durante el periodo estudiado; 2) la dinámica demográfica y las estructuras, social, política e ideológica de dicha formación durante el episodio en cuestión; 3) las particularidades geográficas y ambientales (topografía, hidrología, clima, vegetación, fauna, redes hidráulicas, caminos, etc.) de esa sociedad durante el



intervalo privilegiado y la cronología de acontecimientos pertinentes a ese contexto. Convendría que el episodio en cuestión fuese uno de intensas presiones selectivas sobre el grupo humano estudiado, de tal suerte que en pocas generaciones —alrededor de veinte, por dar un número bajo pero plausible— se manifestaran cambios geno y/o fenotípicos detectables en dicha población.

Varios años antes de que se conociera la TCN, Wilson y Grim (1991) sugirieron que las diferencias actuales en presiones arteriales entre afro-americanos de Norte América y africanos occidentales se deben a las presiones selectivas sufridas por la población de origen africano, esclavizada en las plantaciones del Nuevo Mundo entre los siglos XVII a XIX. Según los autores, la esclavitud constituía, para quienes la vivieron, un entorno que presionaba hacia la pérdida de sales del cuerpo humano: pérdida por las condiciones en que los africanos fueron transportados a América (vómitos por mareo en alta mar, sudoración copiosa por condiciones de hacinamiento, mala alimentación), y ya en las plantaciones americanas, pérdida de sales por largas jornadas de trabajo intensivo bajo un sol candente y por trastornos diarreicos, que eran una de las principales causas de mortandad entre la población esclava. En semejante escenario, razonan Wilson y Grim, quienes portaban un genotipo que inducía la retención de sodio tenían más probabilidades de vivir y reproducirse.

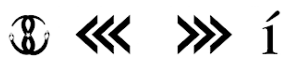
El brutal sistema esclavista en la América colonial brinda un ejemplar al que se le podría aplicar la TCNH, dotada de un andamiaje teórico de las ciencias sociales y ciencias humanas, para revelar con detalle el proceso evolutivo bio-social que atañe a ese contexto. Hay gran cantidad de fuentes históricas que revelan o permiten reconstruir lo que fue el comercio trasatlántico africano, el sistema de plantaciones, la demografía de la población esclavizada. El análisis del caso pondría de relieve las complejidades de la construcción del ambiente y de la herencia ecológica, complejidades de las cuales aquí solo se puede ofrecer unos atisbos. El nicho de la esclavitud fue construido por la sociedad esclavista —con reglamentos, leyes y capataces armados— para la explotación extrema de la población afro-americana, y a la vez, esta última también participó en la construcción, pues su trabajo forzado redundó en el mantenimiento del sistema por tres centurias. La edificación del nicho abarcó todas las múltiples oposiciones de los esclavos, a saber: esporádicas y violentas rebeliones (cuyo sofocamiento dio paso a legislaciones más duras para mantener el sistema), fugas y rutas de escape, calladas y

cotidianas resistencias al cautiverio.[1] Finalmente, si la hipótesis de Wilson y Grim, mencionada en el párrafo anterior es correcta, entonces se pone en evidencia una cuestión importante sobre la herencia genética en este contexto constructivista. Es terrible decirlo, pero los grandes trastornos que han sufrido los pueblos del mundo, en los albores del modo de producción capitalista, son episodios propicios para la aplicación de la TCNH en tiempos históricos.

La literatura nicho-constructivista escrita por científicos sociales y/o relativa a comunidades humanas históricas, que se ha revisado para el presente trabajo, es variopinta, como lo pone en evidencia los siguientes ejemplos. LeCain (2016) ofrece una perspectiva interesante sobre la construcción del nicho de la ganadería decimonónica de Montana, EE. UU. Sugiere los siguientes vínculos: cambios genéticos y de historia de vida en el ganado bovino introducido por españoles y portugueses en el continente americano, el surgimiento de un ganado asilvestrado, *longhorn*, su acondicionamiento a las condiciones extremas del estado de Montana, el surgimiento del emporio ganadero de la familia Kohrs, y el cambio de dieta —de granos a carne— en la población del oeste norteamericano, con subsecuentes transformaciones morfológicas (mayor estatura), en el estado de salud (mayor predisposición a enfermedades cardiacas) e incluso en la microbiota del intestino.

Lansing y Fox (2011) aplican una perspectiva nicho-constructivista a los sistemas de riego intercomunitarios, llamados *subaks*, de la isla de Bali. Dichas redes hidráulicas se empiezan a mencionar en inscripciones reales del siglo XI y se siguen empleando en la actualidad. Los autores discuten si fueron construidas poco a poco por campesinos balinenses, en un proceso de bricolaje colectivo a largo plazo, o si fueron obras planificadas y ejecutadas en atención a proyectos de irrigación de los monarcas de Bali. Lansing y Fox sostienen que el primer escenario es un proceso de construcción de nicho, mientras que el segundo no lo es (y no queda muy claro por qué sostienen eso). Desarrollan un modelo del devenir del sistema hidráulico

[1] Van Andel (2015), sin abordar la TCNH, encontró que las farmacopeas y los huertos familiares de grupos afro-americanos actuales de Surinam incluyen una considerable cantidad de plantas americanas, con nombres populares que derivan de lenguas africanas, y que guardan relaciones filogenéticas con plantas de ese continente (*v. gr.* son del mismo género). El autor interpreta el hecho como una consecuencia o devenir del esfuerzo realizado por los esclavos de tiempos coloniales de dotar su espacio vivencial de referentes vegetales que evocaban el recuerdo de África. Quizá el argumento sea especulativo, pero sugiere un aspecto más de la construcción del nicho de la esclavitud en la América colonial.



—denominado modelo de gemación— en atención al supuesto de bricolaje colectivo a largo plazo, y lo someten a prueba con base en evidencias históricas, etnográficas y genéticas. Un aspecto interesante del artículo es que sugiere la conveniencia de vincular la TCNH con las concepciones de la historia de Marx y Hegel.

Brown y Kelly (2014) discuten la importancia de la etnología del espacio para mejor comprender la infección/trasmisión de enfermedades hemorrágicas en África. Curiosamente, los autores "puentean" la teoría de la producción del espacio de Henri Lefebvre y la de construcción de nicho, aunque no es su intención proponer una estructura híbrida que combine ambas concepciones. Lo que hacen es citar partidarios de una y otra para poner de relieve cómo debe entenderse una etnología del espacio de infección/trasmisión.[2] Con estos y otros referentes, Brown y Kelly intentan poner de relieve el ámbito de proximidades materiales entre animales, humanos y objetos, que configuran un "espacio candente" (*hotspot*) de infección y transmisión del ébola y otras enfermedades hemorrágicas.

Gross y Winiwarter (2015) elaboran la historia ambiental de una localidad alpina de Austria, desde la perspectiva de la TCNH. El artículo pormenoriza el devenir de una comunidad agrícola-ganadera, fundada en el siglo XIV, a un centro turístico actual donde se practica el esquí. Si bien la narrativa abarca un rango de 700 años, el grueso del relato se centra en las dinámicas nicho-constructivas del siglo XVIII hasta el presente. El trabajo hace particular hincapié en el efecto de la actividad humana sobre la capacidad de carga del ambiente, así como en las transformaciones de la herencia ecológica y las presiones selectivas que han afectado a las sucesivas generaciones de la comarca. Los autores proponen a una variante de TCN que denominan construcción socio-ecológica de nicho, la cual pone de relieve dos aspectos de la labor constructiva, a saber: el efecto estructurante que tienen el paisaje y los artefactos materiales en la vida social (y por tanto en la historia humana), y la noción de que todas las interacciones entre los pueblos y sus ambientes se sustentan en percepciones socialmente compartidas.

Martin y Sunley (2015) se apropian de la TCN, así como de otros bagajes conceptuales de la síntesis extendida, para sentar las bases de una geografía eco-

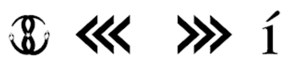
[2] Citan a Fuentes para traer a colación la TCN en la construcción del nicho humano de África occidental y, por otra parte, se refieren a un trabajo de Low —quien se inspira en la obra de Lefebvre— para abordar la cuestión de la producción del espacio.

nómica evolutiva del desarrollo (*evolutionary developmental economic geography*). El interés de los autores concierne la refuncionalización de conceptos de Evo-Devo y de la teoría de Sistemas Evolutivos Dinámicos para desarrollar un marco evolutivo tocante a unidades geográfico/económicas, tales como compañías, corporaciones, ciudades, etc. Propiamente no buscan interpretar episodios históricos en términos de la TCNH.

Bowles (2000), en un comentario al artículo de Laland *et al.*, (2000), argumenta que los mercados laborales son ejemplo de construcción de nicho. Son completamente antropogénicos, persisten por varias generaciones, presentan variaciones y sus estructuras se pueden alterar por cuestiones fortuitas o por una intención colectiva de cambiarlas. A la vez son jerárquicos pues recompensan más a individuos con determinadas características y destrezas, sean adquiridas o heredadas, que a individuos que no posee esos rasgos. Inducen encuentros y apareamientos concordantes (*assortive mating*) y, en consecuencia, ejercen un efecto en las distribuciones fenotípicas de la población.

Lipatov *et al.*, (2011), analizan el cambio de patrones de matrimonio durante la primera mitad del siglo XX en Taiwan, y para dar cuenta de ello discuten la influencia que tiene la construcción del nicho social sobre la construcción del nicho cultural. Se trata de un artículo denso, cuya pormenorización requiere más espacio del disponible aquí; pero a grandes rasgos, el nicho social es, según los autores, la suma de presiones selectivas sociales sobre una población y el nicho cultural es la suma de presiones selectivas culturales sobre la misma.

Ahora bien, los ejemplos enlistados no abundan (aunque algunos las sugieren) sobre las transformaciones genéticas de los agentes constructores de nicho, y por tanto no dan cuenta de un aspecto importante de la teoría. Ciertamente hay modelos de TCN que no implican cambios del pozo genético (véase, O'Brien y Laland, 2012), pero es discutible si la aplicación de esos modelos brinden a las ciencias sociales y a la historia ambiental la herramienta conceptual que las dote de una capacidad teórica mayor a la que ya tienen. Se antoja pensar que si a las narrativas de algunos de los ejemplos señalados se le sustrajera las alusiones a TCN, perderían riqueza terminológica, pero el contenido de su relato no cambiaría mucho. A pesar de incorporar un vocabulario nicho-constructivista, buena parte de los casos presentados siguen siendo análisis psicológicos, económicos, etnográficos o bien siguen siendo historias ambientales. No esbozan una teoría



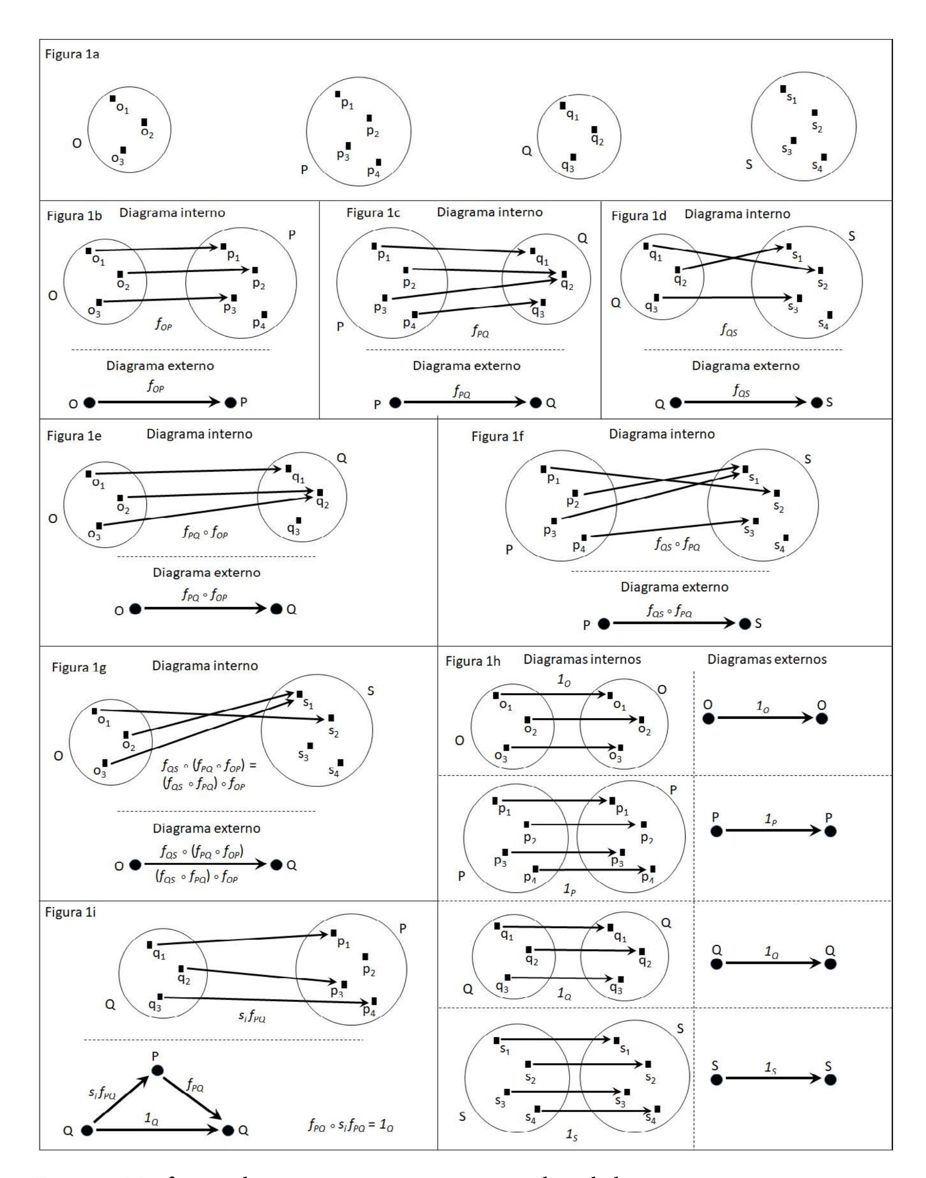


Figura 1. Morfismos, diagramas internos y externos, identidades, secciones.

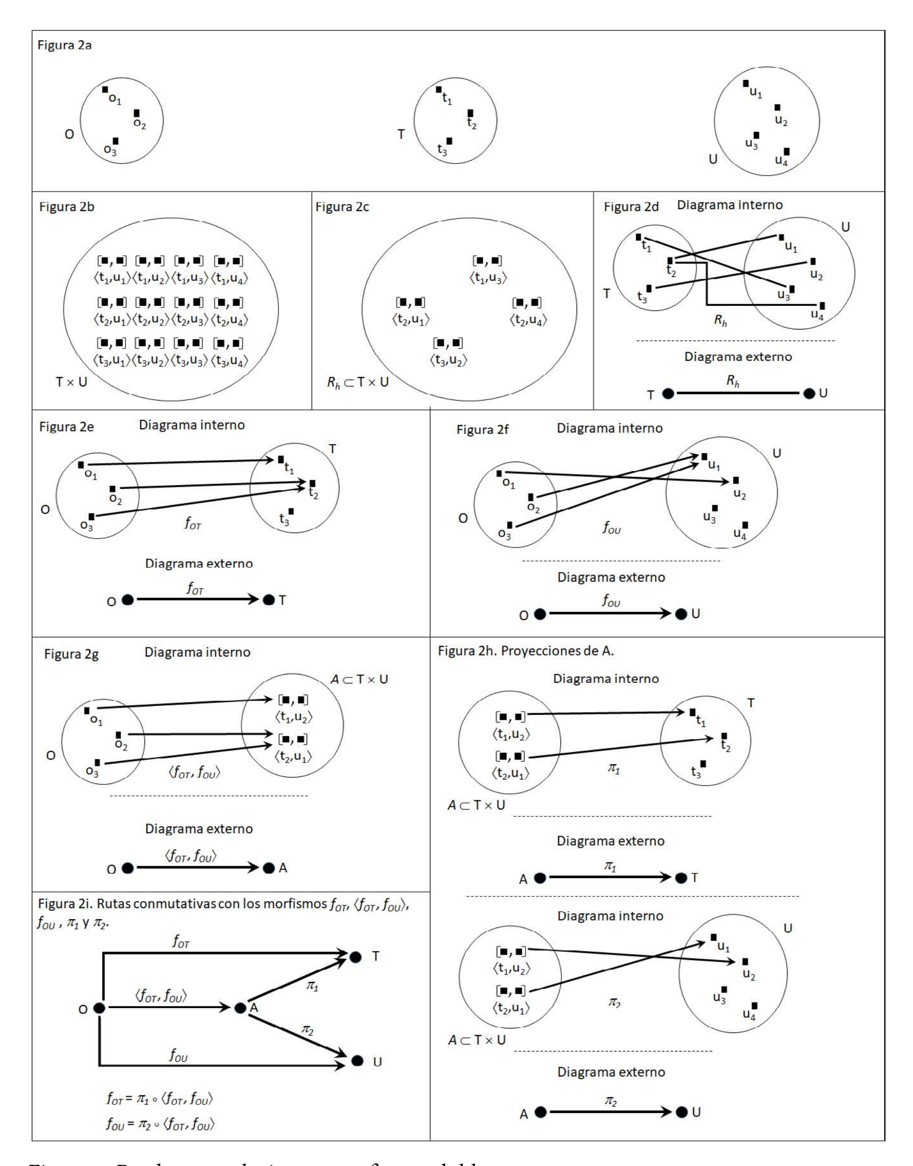


Figura 2. Productos, relaciones, morfismos dobles.

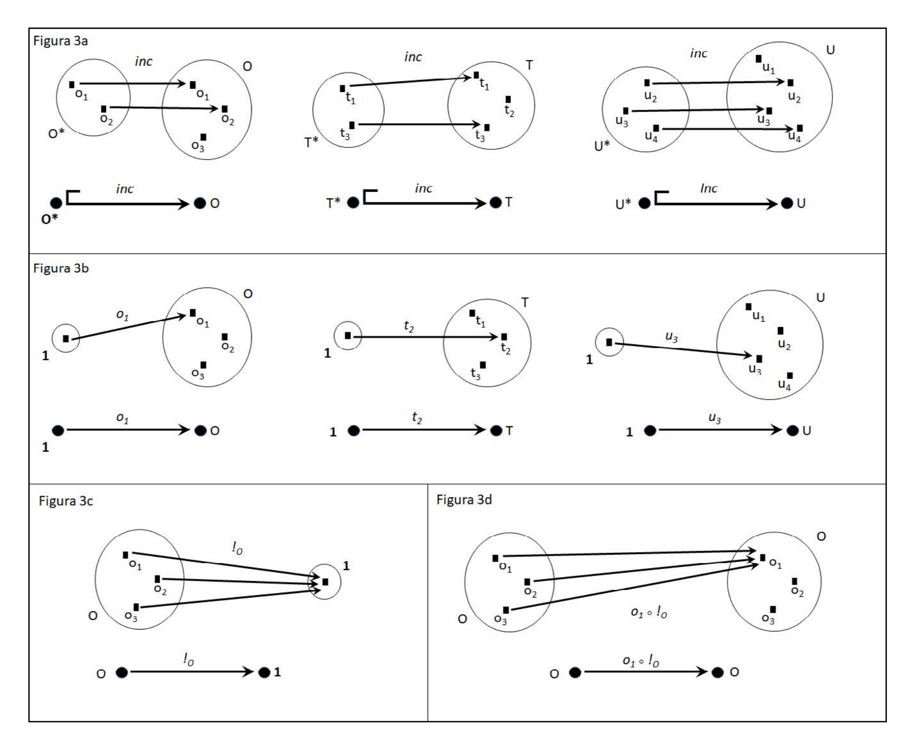


Figura 3. Pertenencia como morfismo, singulete, mapeo.

de evolución bio-cultural o bio-social justo porque no dan cuenta del factor genético (o epigénetico, si se quiere).

3. El aparato con el que se construye el modelo

Con el aparato empleado, el modelo adquiere la forma de un diagrama de nodos y flechas (ver Figura 4). La propuesta se inspira en una versión introductoria a la teoría de categorías (Lawvere y Schanuel, 2002). Los nodos representan conceptos abstractos, pero para ser más precisos, cada nodo debe entenderse como un conjunto correspondiente a la extensión del concepto en cuestión. Las flechas son funciones (también se usarán los términos de mapeos o morfismos) entre los diferentes conjuntos. Conviene ejemplificar lo dicho: la figura 1a muestra cuatro colecciones —O, P, Q, S— que servirán para la exposición en curso.

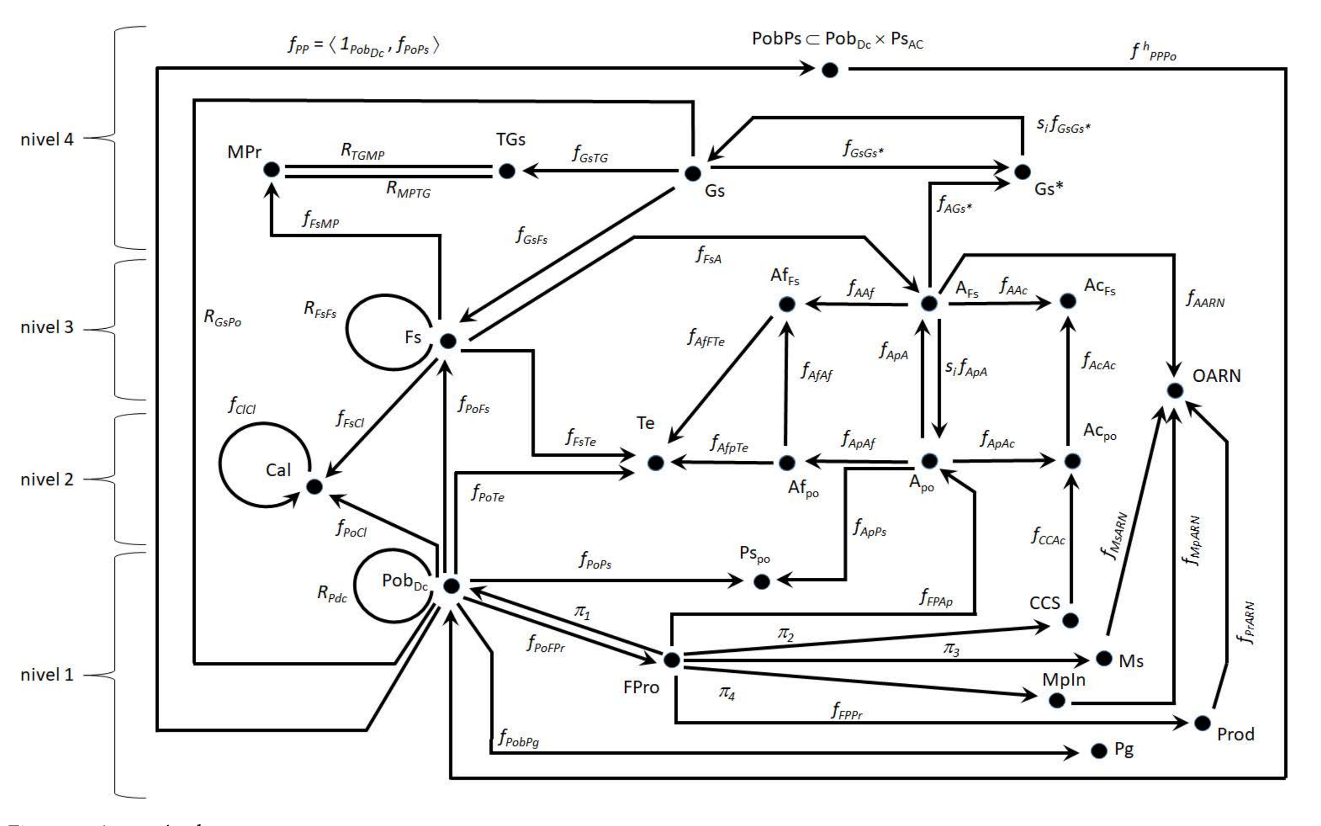


Figura 4. Armazón de MCSMNH.

La figura 1b muestra un morfismo o mapeo, que por darle un nombre se le denomina f_{OP}, entre el conjunto O (el dominio de f_{OP}) y el conjunto P (el codominio de f_{OP}). Aparecen dos versiones de esta función: una, con el rótulo de "diagrama interno", exhibe en detalle a qué elementos del codominio (P) f_{OP} asigna los elementos del dominio (O); la otra, con el nombre de "diagrama externo", solo pone de relieve que O es el dominio (el origen de la flecha) de f_{OP} y P es su codominio (el destino de la saeta). Puesto que O contiene tres integrantes y P contiene cuatro, la cantidad de morfismos posibles entre estas dos colecciones asciende a 4^3, o sea 64; f_{OP} es sólo una de estas posibilidades. Las figuras 1c y 1d presentan los mapeos f_{PQ} y f_{QS}, respectivamente, también con sus versiones internas y externas. Nótese que en los tres ejemplos, todo elemento del dominio es asignado a un elemento (y solo un elemento) del codominio; se trata de una propiedad general de todo morfismo. Sin embargo, es posible que no todo elemento del codomino sea blanco de una asigianción, como ocurre con f_{OP} y f_{QS}.

Cuando el codomino de un morfismo es el domino de otro, estos dos mapeos se pueden componer: las figuras 1e y 1f ofrecen dos ejemplos del caso. En la notación $f_{PQ} \circ f_{OP}$ (ver figura 1e), el símbolo $\circ$ indica la composición de las funciones involucradas: primero se aplica f_{OP} (cuyo codominio es P) y luego se ejecuta f_{PQ} (cuyo dominio es P). La lectura de derecha a izquierda es una convención, pero el siguiente ejemplo quizá ilustre por qué se ha establecido así: en la figura 1b se plantea que $f_{OP}(o_1) = p_1$; la figura 1c indica que $f_{PQ}(p_1) = q_1$; por tanto, $f_{PQ}(f_{OP}(o_1)) = q_1$. Pero más allá de las cuestiones sobre el ordenamiento y el modo de lectura, es menester hacer hincapié en que las composiciones son también morfismos. Los esquemas de la figura 1g destacan que la composición es asociativa: no importa si primero se aplica la concatenación $f_{PQ} \circ f_{OP}$ y luego la función f_{QS}, o si se ejecuta primero el mapeo f_{PQ} y después la composición $f_{QS} \circ f_{PQ}$, el resultado es el mismo. El recuadro correspondiente a la figura 1h ilustra —para los cuatro conjuntos O, P, Q, S— el morfismo de identidad.

Hasta aquí la Figura 1 ejemplifica lo que los libros de texto introductorios a la teoría de categorías (*v. gr.* Lawvere y Schanuel, 2002) proponen son los aspectos principales, comunes a cualquier categoría, a saber: i) una colección de objetos;[3]

[3] La construcción de MCSMNH se limita a la categoría de los conjuntos —los objetos son conjuntos y las flechas son funciones—, pero hay otras categorías, con otras clases de objetos, los cuales tienen estructuras internas

ii) una colección de flechas (morfismos) de modo que a cada saeta le corresponde un objeto de origen —su dominio— y un objeto destino —su codominio; iii) un operador de composición ($\circ$) que a cada par de flechas, donde el dominio de una es el codominio de la otra, le asigna una flecha compuesta, y este operador satisface una ley asociativa (como se ilustra en la figura 1g); iv) para cada objeto A existe una flecha de identidad. Respecto de este último punto cabe agregar una ley de identidad: para cualquier morfismo f ocurre que $f = f \circ 1_{Domino\ de\ f} = 1_{Codominio\ de\ f} \circ f$. En aras de ilustrar con algún ejemplo de la figura 1 (consúltese los recuadros 1b y 1h), la siguiente ecuación es correcta: $f_{OP} = f_{OP} \circ 1_O = 1_P \circ f_{OP}$.

Para la comprensión del modelo que abajo se pormenoriza, juega un papel importante la idea de que determinados morfismos tienen asociados otros mapeos, denominados sus secciones, que corren en dirección contraria. Esto se pone de realce al comparar las figuras 1i y 1c: $s_i f_{PQ}$ es una sección de f_{PQ} pues $f_{PQ} \circ s_i f_{PQ} = 1_Q$. Con base en esta fórmula se puede afirmar que conmuta el diagrama triangular en la porción inferior izquierda de la figura 1i, pues si se parte de algún elemento determinado de Q y se recorre la ruta constituida por las flechas $s_i f_{PQ}$ y f_{PQ}, se llega al mismo destino en Q que si se recorre la ruta marcada por la saeta 1_Q.

La terminología de la teoría de categorías también contempla una expresión particular para morfismos como f_{PQ}: f_{PQ} es una retracción de $s_i f_{PQ}$. En la categoría de los conjuntos, las secciones son funciones inyectivas (también llamadas monomorfismos), ya que cualesquiera dos elementos del dominio se mapean a elementos distintos del codominio; las retracciones son funciones suprayectivas (también llamadas epimorfismos) ya que para todo elemento del codominio hay algún elemento del dominio que se mapea a él. Finalmente, son biyectivas aquellas funciones que son a la vez inyectivas y suprayectivas (*v. gr.* las identidades de la figura 1h); también se les nombra isomorfismos, tienen una inversa que, a la vez, es una sección y una retracción. Si f es un isomorfismo, entonces f tiene una inversa, f^{-1}, tal que: $f^{-1} \circ f = 1_{Dominio\ de\ f}$ y $f \circ f^{-1} = 1_{Codominio\ de\ f}$.

La figura 2 trata sobre la representación de relaciones y de morfismos dobles (noción distinta a la composición con el operador $\circ$), aspectos importantes para

más ricas que la mera colección, y entre los cuales los morfismos son más complejos. Existen también mapeos entre categorías, llamados functores. Lo que se desarrolla en el presente escrito es apenas la parte más superficial de la herramienta categorial.



la comprensión del modelo. El panel 2a muestra tres conjuntos —O, T, U— que servirán para explicar tales asuntos. Puesto que una relación entre dos conjuntos se define como un subconjunto del producto cartesiano de ambos, en la figura 2b se muestra el producto de T y U —esto es, el conjunto de todos los pares ordenados posibles, donde el primer integrante de cada pareja es un elemento de T y el segundo es un miembro de U—; el recuadro 2c ilustra el subconjunto correspondiente a una relación hipotética, R_h. Ahora bien, R_h se puede expresar de otra manera, la cual guarda cierto parecido a los morfismos de la figura 1: en la figura 2d, en la porción bajo el rótulo de Diagrama interno, se ilustra mediante aristas sin punta de flecha los vínculos entre los elementos de T y de U, que establece la relación R_h. No se representan como saetas, pues las relaciones no son mapeos unívocos. La parte inferior de 2d destaca el modo de representar el diagrama externo de R_h: un segmento, en lugar de flecha, que asocia T con U.

Con la finalidad de esclarecer la noción de morfismo doble, las figuras 2e y 2f exponen dos mapeos (ambos con dominio O), f_{OT} y f_{OU} respectivamente; por su parte, la figura 2g muestra el morfismo doble $\langle f_{OT}, f_{OU} \rangle$, que consiste en aplicar simultáneamente las funciones f_{OT} y f_{OU}, y cuyo codomino es un conjunto de pares ⟨elemento del codomino de f_{OT}, elemento del codomino de f_{OU}⟩, A. Cabe señalar que todo conjunto de series (pares, tríadas, tétradas, etc.) es domino de mapeos que se denominan proyecciones, las cuales se simbolizan con la letra griega π, acompañada de un subíndice indicativo de la proyección en cuestión. Así π_1 mapea el conjunto de series a la colección de los primeros integrantes de esas series, π_2 al conjunto de segundos integrantes, etc. En la figura 2h se ilustran los morfismos correspondientes a la primera y segunda proyección del conjunto A. Finalmente, el panel 2i resalta un diagrama externo que involucra a f_{OT}, f_{OU} y $\langle f_{OT}, f_{OU} \rangle$, y que presenta dos rutas conmutativas, a saber: $f_{OT} = \pi_1 \circ \langle f_{OT}, f_{OU} \rangle$ y $f_{OU} = \pi_2 \circ \langle f_{OT}, f_{OU} \rangle$.

Para terminar con esta sección, la figura 3 muestra que el ser subconjunto de otra colección y la pertenencia de un elemento a un conjunto pueden ser ambos expresados como morfismos. El panel 3a brinda tres ejemplos de la relación de subconjunto: una convención usual en los textos introductorios a la teoría de categorías es presentar los diagramas externos de esta clase de mapeos con flechas en forma de bastón, para así indicar que el dominio es un subconjunto del codominio. En el presente trabajo se les da, además, el nombre genérico de *inc*, en aras de incluirlas en fórmulas que emplean el operador $\circ$ para

expresar la composición de tales o cuales funciones. La figura 3b revela que la relación de pertenencia —usualmente indicada con el signo $\in$ en la teoría de conjuntos— se puede expresar como un mapeo. Para ello es menester introducir un conjunto especial, **1**, denominado singulete que consta de solo un punto abstracto. Todo morfismo que tenga por dominio al singulete identifica un elemento particular del codominio. Por tanto, expresiones como *f(x)* pueden reformularse así: $f \circ x$. Existe una clase de mapeos, representados con el signo de exclamación, *!*, que tienen al singulete por codominio y asignan todos los elementos del dominio al único punto del singulete. Se ilustra el caso del conjunto O en la figura 3c, y puesto que el dominio es O, el nombre de la función es $!_O$. El recuadro 3d ilustra lo que sucede cuando se compone $!_O$ con el morfismo indicativo del elemento o_1 de O: todos los integrantes de O se mapean a o_1. Este recurso es muy útil en la modelización, cuando se quiere identificar un elemento particular de una colección a partir de otra.

Mientras que lo ejemplificado en las figuras 1 y 2 concierne sobre todo al armazón conceptual del modelo que a continuación se pormenoriza, lo que se ilustra en la Figura 3 juega un papel importante respecto del principio guía del MCSMNH —el principio que indica cómo está articulado el armazón para realizar las inferencias más significativas sobre el asunto modelizado: la construcción del nicho humano en diversos contextos sociales complejos. Si bien las figuras 1 a 3 muestran colecciones compuestas de elementos simples, meros puntos rotulados, cabe señalar que en la exposición que sigue los objetos referidos pueden ser conjuntos de conjuntos, conjuntos de series, conjuntos de series de conjuntos y cosas por el estilo. Tales peculiaridades se explican y, en la medida de lo posible, se ilustran con viñetas. Sin embargo, hay casos (por ejemplo, aquellos alusivos al Ambiente o a la Formación Social) donde los elementos en cuestión poseen una estructura interna de tal complejidad que resulta inextricable para el presente trabajo; en esos casos, las viñetas utilizadas para representar dichas colecciones parecen dar la impresión de que contienen elementos simples, pero el texto acompañante indica que tales elementos están provistos de una rica estructura interna. Por último, aunque el grueso de la exposición sea con base en la notación de la teoría de categorías, hay algunos pasajes —pocos— donde se utilizan, con la finalidad de ahorrar espacio, los símbolos conjuntistas convencionales de pertenencia, $\in$; de subconjunto, $\subset$ y $\subseteq$; de intersección, $\cap$.

4. El modelo MCSMNH

4.1. El armazón conceptual de MCSMNH

En la Figura 4 se presenta la estructura de puntos (conjuntos) y flechas (morfismos) que se corresponde con el armazón conceptual de MCSMNH: nótese que aquí solo se dejan ver los diagramas externos de las funciones. En el margen izquierdo aparecen unos intervalos de nivel que no forman parte de la estructura conceptual del modelo; su cometido es servir de guías para dar un orden a la explicación de los significados de nodos y aristas. Primero se abunda sobre los puntos del esquema, desde el nivel 1 hasta el cuatro. En cada intervalo, la lectura que se sigue es de izquierda a derecha y de abajo hacia arriba. Una vez agotados éstos, se procede a pormenorizar los significados de las flechas, y puesto que varias de ellas recorren más de un nivel, el orden de exposición es el siguiente: i) nivel 1; ii) inter-nivel 1-2; iii) nivel 2; iv) inter-nivel 1-3; v) inter-nivel 2-3; vi) nivel 3; vii) inter-nivel 3-4; viii) nivel 4; ix) inter-nivel 1-4. Para cada inciso, la lectura se hace de izquierda a derecha, sin importar la dirección en la que apunta la saeta, y de abajo arriba en el caso de morfismos ubicados en el mismo nivel. La explicación de cada ítem se acompaña de una viñeta alusiva a la forma del conjunto en cuestión (*v. gr.* conjunto de conjuntos, conjunto de series) o a la del diagrama interno de la flecha en cuestión.

4.1.1. Puntos de la figura 4

4.1.1.1. Nivel 1

Pob_{Dc} es un conjunto de poblaciones humanas y sus respectivas distribuciones multivariadas de atributos genéticos, fenotípicos y culturales. De hecho, es un conjunto de pares, (población, distribución), como se muestra en la viñeta a la izquierda, en la cual la multidimensionalidad de las distribuciones se ha simplificado hasta la uni-variabilidad, pero eso es sólo por cuestiones de presentación.



FPro es un conjunto de series tetrádicas, donde el primer componente de cada serie es una dupla compuesta por una población y su distribución multivariada de caracteres genéticos, fenotípicos y culturales; el segundo elemento de la tétrada es el conjunto de creencias, costumbres y saberes de la población en cuestión; el tercer integrante es el conjunto de sus medios de subsistencia; y el cuarto componente es el conjunto de medios de producción y obras de infraestructura (caminos, puentes, etc.) de los cuales dispone dicha población. Cabría considerar FPro como un conjunto de factores necesarios para la producción de la vida de las poblaciones.

Ps_{po} es un conjunto de conjuntos de presiones selectivas. Cada integrante de Ps_{po} es un conjunto de presiones selectivas que se ciernen sobre alguna población de Pob_{Dc}.

Pg es un conjunto de pozos genéticos, tal que cada integrante de Pg es el pozo genético de alguna población de Pob_{Dc}.

Prod es un conjunto de conjuntos de bienes producidos, y cada elemento de Prod es el conjunto de bienes que produce alguna población de Pob_{Dc}.

MpIn es un conjunto de conjuntos de medios de producción (herramientas, combustibles, fábricas, etc.) y obras de infraestructura (caminos, puentes, acueductos, etc.). Todo integrante de MpIn es el conjunto de medios de producción y obras de infraestructura que alguna población de Pob_{Dc} tiene a su disposición.

Ms es un conjunto de conjuntos de medios de subsistencia (alimentos, ropa, etc.); cada colección de Ms es el conjunto de medios de subsistencia de alguna población de Pob_{Dc}.

CCS es un conjunto de conjuntos de creencias, costumbres y saberes. Cada integrante de CCS es un conjunto de creencias, costumbres y saberes de alguna población.

4.1.1.2. Nivel 2

[1825 a 1850]
[1929 a 1954]
[1851 a 1876]

Cal es un conjunto de intervalos calendáricos. Puesto que la idea es, de alguna manera, "historizar" la TCNH, el modelo debe contemplar tiempos históricos y por eso se propone que el esquema debe incluir este conjunto. No se especifica algún sistema calendárico concreto (Juliano, Gregoriano, etc.) pero sí algún calendario arbitrario para situar, en el tiempo histórico, a poblaciones y formaciones sociales. Más abajo, al explicar la flecha f_{ClCl}, se pondrá de realce que Cal es un orden lineal.

Te es un conjunto de territorios: cada integrante de Te se corresponde con el territorio que ocupa alguna población u ocupa alguna formación social. La noción de territorio que se emplea aquí se corresponde con un área con límites geopolíticos o geoculturales.

Af_{po} es un conjunto de ambientes físicos, los cuales, para fines de la modelización, se caracterizarán como "a escala de población", en tanto que cada integrante de Af_{po} se corresponde con el ambiente físico en que vive alguna población de Pob_{DC}. Esto incluye al territorio, pero también el clima, la topografía, hidrología, vegetación, fauna, tipos de suelo, etc., de ese territorio. Incluye además el paisaje antropogénico con terrenos cultivados (si es el caso) o perturbados y en distintas fases de regeneración, sistemas de terrazas o sistemas que de alguna manera modifican la topografía del terreno; redes de caminos y de otras vías de comunicación, acequias y drenajes, redes de conducción de energía; distribución y traza de asentamientos humanos; plazas públicas, espacios cívicos, templos y lugares sagrados, etc. En la viñeta a la izquierda se presentan los integrantes de Af_{po} como puntos abstractos, lo cual es una simplificación extrema; sin embargo, se ha procedido así, dada la naturaleza inextricable de dichos ambientes físicos. Cada punto, entonces, debe entenderse como representante de una estructura sumamente compleja.

A_{po} es un conjunto de ambientes físico- socioeconómico-político-culturales, de modo que cada miembro de A_{po} se corresponde con el ambiente —en el sentido amplio del término— de alguna población de Pob_{Dc}. Igual que en el caso anterior, los puntos de la viñeta a la izquierda toman el lugar de estructuras muy complejas.

Ac_{po} es un conjunto de ambientes ideológicos, por llamarlos de alguna manera, en tanto que cada uno de ellos es una articulación intricada de sistemas ideológicos (en el sentido de sistemas de ideas) normatividades y prescripciones. Cada elemento de Ac_{po} se corresponde con el ambiente ideológico de alguna población. Se antoja pensar que este conjunto es muy semejante (hasta cabría decir idéntico) a CCS, descrito arriba. Si bien cada elemento de Ac_{po} se corresponde con un conjunto de creencias, costumbres y saberes (lo que es un elemento de CCS), cabe señalar que dicho elemento es una estructura articulada por un complejo de marcos normativos e instituciones ejecutantes que organizan y jerarquizan tales creencias, costumbres y saberes. En esto reside la diferencia entre Ac_{po} y CCS.

4.1.1.3. Nivel 3

Fs es un conjunto de formaciones sociales. Una formación social es una sociedad concreta con una base económica que admite diversos tipos de relaciones de producción, pero esta base está articulada de tal suerte que determinado tipo de tales relaciones regulan o influyen la expresión de las demás —las subordina de alguna manera. Por ejemplo, en una comuna igualitaria, religiosa o de tipo Fourier, imperarán relaciones de producción e intercambio comunalistas, de usufructo libre de bienes; sin embargo, si esta unidad económica no es enteramente autosuficiente, está inserta en un ambiente social mayor y requiere realizar transacciones con agencias y agentes externos, no-comunalistas, la lógica económica de estos últimos tendrá una influencia de peso en las posibilidades de decisión y ejecución de los comuneros respecto de lo que producen, cómo lo producen y cómo disponen de sus excedentes.

Además de la base económica, una formación social presenta un aparato jurídico-político y una estructura ideológica compleja que puede integrar múltiples, incluso contrastantes, creencias, costumbres y tendencias de pensamiento (véase Harnecker, 1976: 99-100; Saros, 2014: 9-11). Para los fines de la elaboración

del MCSMNH, se trata de una sociedad concreta, con alguna clase de “clausura” geo-político-económica-temporal, por así llamarla, que la distingue de otra formación social. Desde esta perspectiva, el modelo admite la posibilidad de tratar la “formación social mexicana del periodo 1960 a 1989” como una entidad distinta a la “la formación social mexicana del periodo 1990 a 2020”. Más allá de que el ejemplo sea cuestionable desde algún enfoque, el punto importante a destacar es que Fs contiene formaciones sociales periodizadas, pues eso le da coherencia la modelo.

Cabe advertir, por último, que si bien a toda formación social le corresponde una población, MCSMNH plantea la posibilidad de que ésta sea variada y constituida por diversas subpoblaciones. Por esta razón, se estipula más adelante que varias poblaciones de Pob_{Dc} se pueden mapear a una misma formación social.

Af_{Fs} es un conjunto de ambientes físicos, a escala de formación social, en tanto que cada integrante de Af_{Fs} es el ambiente físico de algún integrante de Fs.

A_{Fs} es un conjunto de ambientes físico-socioeconómico-político-culturales, a escala de formación social, en tanto que cada integrante de A_{Fs} es el ambiente, en este sentido amplio, de algún integrante de Fs.

Ac_{Fs} es un conjunto de ambientes ideológicos, a escala de formación social, en tanto que cada integrante de Ac_{Fs} es la articulación de los sistemas ideológicos, las normatividades jurídicas y las instituciones políticas de alguna formación social.

OARN es un conjunto de conjuntos de obras (de infraestructura, de arte, monumentos, edificios, etc.), artefactos (todo tipo de herramienta, utensilio, dispositivo elaborado por seres humanos) y recursos naturales. Todo integrante de OARN se corresponde con el conjunto total de obras, artefactos y recursos naturales con los que dispone alguna formación social.

4.1.1.4. Nivel 4

MPr es un conjunto de modos de producción. Los modos de producción son sistemas económicos idealizados que surgen, se desarrollan y mueren a lo largo de periodos históricos más o menos largos. En cada modo de producción imperan determinados tipos de relaciones de producción e intercambio, y cabe argumentar, como lo hacen algunos autores,[4] imperan también determinados tipos de sistemas ideológicos o principios ideológicos fundamentales. Algunos llegan a ser mundiales en una misma extensión de tiempo, como el modo de producción capitalista en la actualidad. Otros, como el modo de producción asiático han figurado en distintas regiones geográficas y en distintas épocas, y podrían considerarse mundiales en relación a la unión de épocas y localidades. Otros más parecen ser locales, como el modo de producción germano (Marx, 1973: 471-487) Lo importante a destacar es que son entidades idealizadas: *El Capital* de Marx es una minuciosa descripción del modo de producción capitalista, pero no se refiere a ninguna sociedad concreta, si bien el autor usó la Inglaterra victoriana como modelo para abstraer de ella todas aquellas relaciones y dinámicas que no fuesen esencialmente capitalistas.

[4] Véase Harnecker (1976: 93-98). Meszaros (2010) le dedica dos volúmenes a los principios ideológicos fundamentales del modo de producción capitalista. La introducción al primer volumen brinda una buena síntesis de su enfoque.

Gs* es un conjunto de conjuntos de grupos sociales (ver abajo). Puesto que un grupo social se corresponde con un grupo de personas, Gs* es un conjunto cuyos integrantes son conjuntos de conjuntos. Cada miembro de Gs* se corresponde con el conjunto de grupos sociales que conforman alguna formación social.

Gs es un conjunto de grupos sociales. Para dar cuenta de lo que aquí significa "grupo social", conviene partir del concepto marxiano de clase social, a saber: un conjunto de personas que guardan una determinada relación de propiedad con los medios de producción. "Grupo social", entonces, debe entenderse como una clase social marxiana concreta (concreta en el sentido de que no es un tipo abstracto, sino un conjunto de personas reales que viven en una formación social específica) o bien como un estamento o fracción de clase social marxiana. Esto último le permite al MCSMNH contemplar diversas diferenciaciones por género, filiación étnica, región geográfica, etc. Por ejemplo, las mujeres trabajadoras de la región X, del periodo Z, constituyen un grupo social. Cabe señalar que una misma persona puede pertenecer a más de un grupo social: considérese, por ejemplo, al pequeño artesano indígena que —con sus propios instrumentos de trabajo— produce sus artesanías, las vende en un mercado local, y en determinada época del año se contrata como obrero en una fábrica. Es, a la vez o de manera intermitente, un micro-empresario y un trabajador asalariado. Puesto que cada grupo social es un conjunto de personas, Gs es un conjunto de conjuntos.

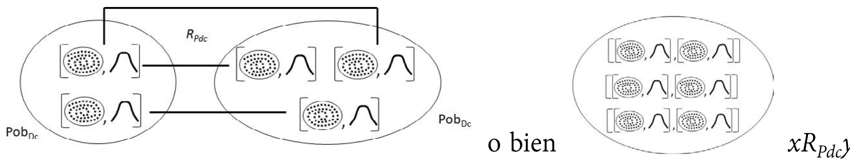
TGs es una tipología de grupos sociales. Cabría pensar los elementos de TGs como los nombres o tipos abstractos de clases sociales marxianas.

PobPs es un conjunto de pares, donde el primer miembro de cada pareja es, a su vez, una dupla que consta de una población y su distribución de caracteres genéticos, fenotípicos y culturales, y el segundo integrante de cada par es el conjunto de presiones selectivas que sufre dicha población.

4.1.2. Flechas y aristas sin punta de la figura 4

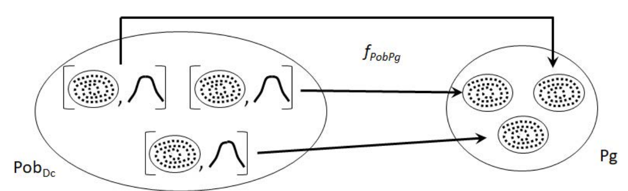
En lo que sigue también se hará uso de viñetas para ilustrar la forma de los diagramas internos de los morfismos en cuestión (quizá sea obvio señalarlo, pero las viñetas no se corresponden con diagramas internos completos, simplemente sugieren el aspecto que podrían tener). Por mera claridad expositiva (no atiborrar el dibujo de "flechas internas"), en ocasiones los conjuntos involucrados se muestran con más o menos elementos de los que aparecen en sus correspondientes viñetas de la sección *4.1.1*. No debe entenderse que el morfismo opera alguna suerte de cambio de cardinalidad, sea del conjunto origen o del conjunto destino.

4.1.2.1. Con origen y destino en el nivel 1

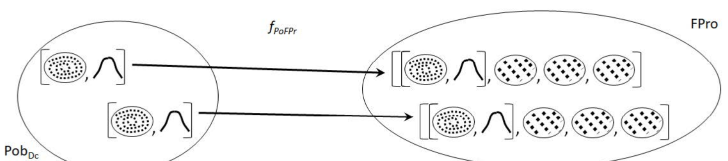


o bien $xR_{Pdc}y$ (o bien $\langle x, y\rangle \in R_{Pdc}$) significa que la población y (con su respectiva distribución

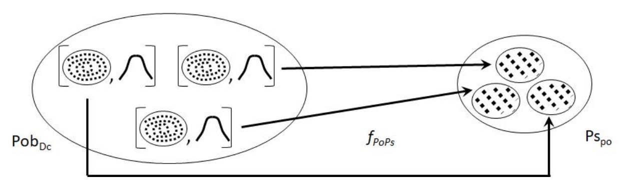
de caracteres geno-feno-culturales) se origina de la población *x* (con su respectiva distribución de caracteres geno-feno-culturales). Se trata de una relación de descendencia poblacional, por así llamarla, pero dados los fenómenos de migración y el hecho de que las poblaciones humanas presentan varias generaciones, la relación es un tanto vaga. El criterio mínimo que se propone es que los progenitores de la mayoría de los niños, adolescentes y jóvenes adultos de la población *y*, son jóvenes adultos de la generación *x*. Así, se da cabida a la existencia de generaciones continuas (personas que fuesen jóvenes de la generación *x* y adultos mayores de la generación *y*), así como al hecho de que la población *y* reciba inmigrantes —lo que daría cuenta de aquella porción de *y* que no tiene progenitores en *x*. Aunque sería prolijo incorporar semejantes precisiones en la Figura 4, hacerlo generaría un esquema más cargado de lo que ya está; de cualquier manera son precisiones importantes y se hará alusión a ellas cuando se pormenorice el principio guía del modelo, por lo cual se diagraman en la Figura 5 (ver abajo). Por otra parte, una determinada población *x* puede tener más de una población descendiente, por ejemplo poblaciones de colonos en nuevos territorios más la población descendiente que permanece en el terruño de origen. En la primera viñeta (margen izquierdo) se muestra un ejemplo hipotético de diagrama interno de R_{Pdc}: puesto que las asignaciones no son unívocas, se muestran como segmentos en lugar de flechas. El hecho de que el conjunto Pob_{Dc} aparece con dos elementos a la izquierda y con tres integrantes a la derecha es solo para fines de ilustración; la relación no altera el número de elementos del conjunto. R_{Pd} también se podría representar como un conjunto de pares de duplas población/distribución, como se muestra en la segunda viñeta.



$f_{PobPg}(x) = y$ significa que a la población *x* (con su respectiva distribución de caracteres físico/culturales) le corresponde el pozo genético *y*.

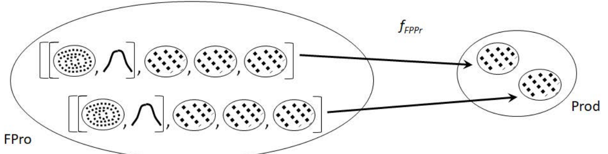


$f_{PoFPr}(x) = y$ significa que a la dupla x (compuesta por una determinada población y su distribución de caracteres geno-feno-culturales) le corresponde la serie *y* (conformada por *x*, el conjunto de creencias, costumbres y saberes de la población correspondiente a *x*; su conjunto de medios de subsistencia y el conjunto de medios de producción y obras de infraestructura al que dicha población tiene acceso).



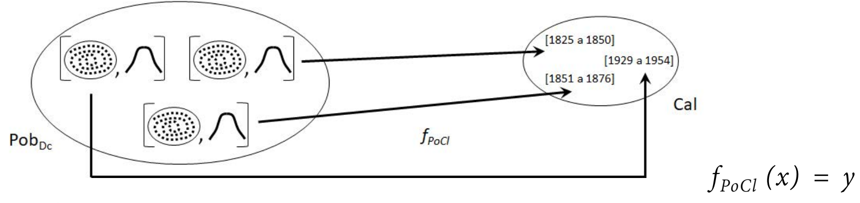
$f_{PoPs}(x) = y$ significa que la población *x* (con su respectiva distribución de caracteres geno-feno-culturales) está sujeta al conjunto de presiones selectivas *y*.

Las proyecciones π_1, π_2, π_3 y π_4 mapean las series de FPro a sus respectivos ítems constituyentes: π_1 a la dupla población/distribución, π_2 a la colección de creencias, costumbres y saberes, π_3 al conjunto de medios de subsistencia y π_4 a la colección de medios de producción y obras de infraestructura.

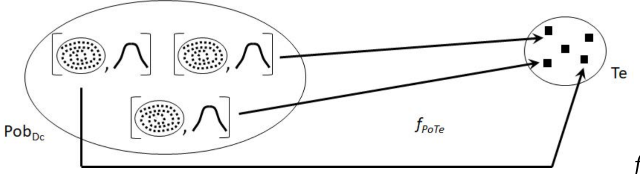


$f_{FPPr}(x) = y$ revela que a la serie *x* (compuesta por una determinada población y su distribución de caracteres geno-feno-culturales; el conjunto de creencias, costumbres y saberes de la población correspondiente a dicha dupla; su conjunto de medios de subsistencia y el conjunto de medios de producción y obras de infraestructura al que esa población tiene acceso) le corresponde el conjunto de bienes producidos *y*, en tanto que la población inscrita en *x*, dotada de los demás ítems que figuran en la serie *x*, produce esos bienes.

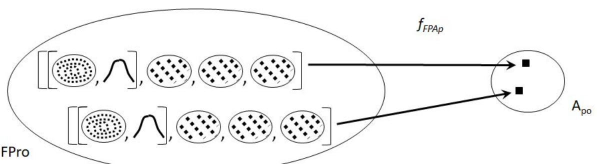
4.1.2.2. Con origen en el nivel 1 y destino en el nivel 2, o con origen en el nivel 2 y destino en el nivel 1



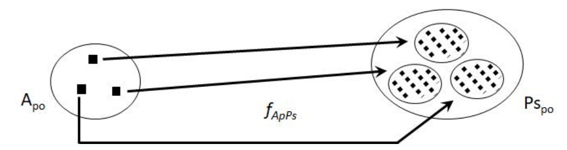
$f_{PoCl}(x) = y$ significa que a la dupla población/distribución x le corresponde el intervalo calendárico y. De alguna manera, este morfismo determina a los integrantes de Pob$_{Dc}$, pues identifica a las poblaciones humanas en relación al tiempo histórico. Al ser unívoca respecto del codominio, f_{PoCl} plantea que una determinada población x está caracterizada por un determinado intervalo calendárico.



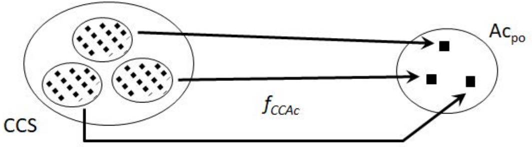
$f_{PoTe}(x) = y$ significa que a la población x (con su respectiva distribución de caracteres geno-feno-culturales) le corresponde el territorio y. En tanto que un territorio es un área con límites geopolíticos o geoculturales, la inclusión de este morfismo en el esquema de la figura 4 pone de realce que MCSMNH descarta la noción de poblaciones no territoriales, como podría ser la actual población de miopes o la actual población de hablantes del inglés. Esto se debe a que el modelo —como se explica más adelante— pretende ubicar a las poblaciones en ambientes y formaciones sociales que se pueden identificar y caracterizar.



$f_{FPAp}(x) = y$ significa que a la serie x (compuesta por una determinada población y su distribución de caracteres geno-feno-culturales; el conjunto de creencias, costumbres y saberes de la población correspondiente a dicha dupla; su conjunto de medios de subsistencia y el conjunto de medios de producción y obras de infraestructura al que esa población tiene acceso) le corresponde el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural y. La flecha expresa el trabajo social que las poblaciones invierten en la construcción de sus ambientes locales. Supóngase que se tiene una población w (con su respectiva distribución de rasgos geno-feno-culturales), la composición $f_{FPAp} \circ f_{PoFPr}(w)$ identifica el ambiente en el que vive w, pero la presencia del morfismo f_{FPAp} en la fórmula pone de relieve que dicha población —con sus saberes, herramientas y sustentos— construye ese ambiente. Ahora bien, semejante construcción es parcial, pues múltiples entidades y relaciones que conforman al entorno son legados de poblaciones anteriores o bien son aspectos climáticos, ecológicos y geológicos independientes de influencias antropogénicas.

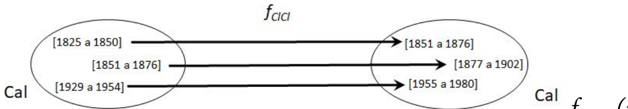


$f_{ApPs}(x) = y$ significa que el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural x genera el conjunto de presiones selectivas y.

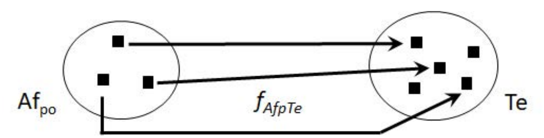


$f_{CCAc}(x) = y$ significa que el conjunto de creencias, costumbres y saberes x está articulado en el ambiente ideológico y.

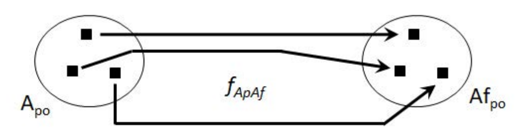
4.1.2.3. Con origen y destino en el nivel 2



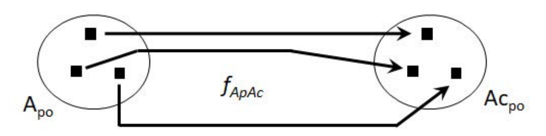
$f_{ClCl}(x) = y$ indica que el intervalo calendárico *y* sigue (y es el primero en seguir) al periodo calendárico *x*. Con esta función el modelo plantea que Cal es un orden lineal. Más adelante, cuando se discuta las inferencias permitidas por el modelo, se destacará que si dos poblaciones están en la relación de descendencia R_{Pdc}, entonces les corresponden intervalos calendáricos sucesivos.



$f_{AfpTe}(x) = y$ significa que el ambiente físico *x* (el cual es el ambiente físico de alguna población/distribución) se corresponde con el territorio *y*.



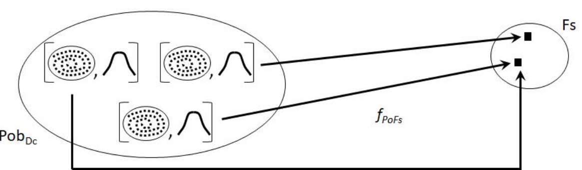
$f_{ApAf}(x) = y$ indica que al ambiente físico-socioeconómico-político-cultural *x* (el cual es el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural de alguna población/distribución) le corresponde el ambiente físico *y*; o bien, *y* es el componente físico de *x*.



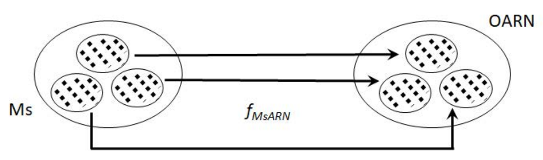
$f_{ApAc}(x) = y$ establece que al ambiente físico-socioeconómico-político-cultural *x* (el cual es el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural de alguna población/distribución) le corresponde el ambiente ideológico *y*.



4.1.2.4. Con origen en el nivel 1 y destino en el nivel 3



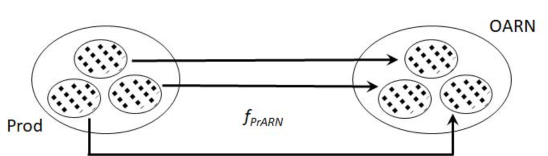
$f_{PoFs}(x) = y$ significa que la población x (con su respectiva distribución de caracteres geno-feno-culturales) pertenece a la formación social y. Cabe señalar que varias poblaciones pueden pertenecer a una misma formación social; para ilustra esta idea, en la viñeta a la izquierda a dos integrantes de Pob_{Dc} se les asigna el mismo elemento de Fs. La flecha f_{PoFs} es un epimorfismo.



$f_{MsARN}(x) = y$ significa que el conjunto de medios de subsistencia x (de alguna población/distribución) forma parte del conjunto de obras, artefactos y recursos naturales y (que se elaboran o extraen en las múltiples actividades que conforman a alguna formación social).



$f_{MpARN}(x) = y$ significa que el conjunto de medios de producción x (de alguna población/distribución) forma parte del conjunto de obras, artefactos y recursos naturales y (que se elaboran o extraen en las múltiples actividades que conforman a alguna formación social).

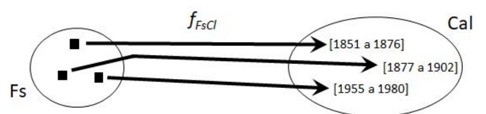


$f_{PrARN}(x) = y$ significa que el conjunto de bienes producidos x (por alguna población/distribución) forma

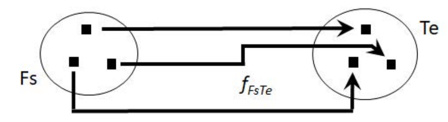


parte del conjunto de artefactos y recursos naturales *y* (que se elaboran o extraen en las múltiples actividades que conforman a alguna formación social).

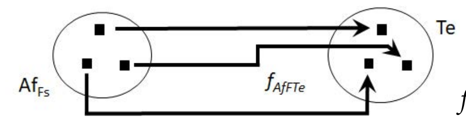
4.1.2.5. Con origen en el nivel 2 y destino en el nivel 3, o con origen en el nivel 3 y destino en el nivel 2



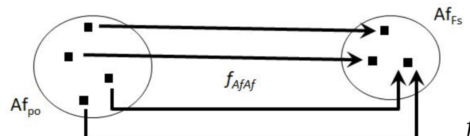
$f_{FsCl}(x) = y$ significa que a la formación social *x* le corresponde el intervalo calendárico *y*. De manera semejante a f_{PoCl} (ver arriba), f_{FsCl} determina a los integrantes de Fs en relación al tiempo histórico. Más adelante se discutirá la correlación entre la temporalidad de las poblaciones y la temporalidad de las formaciones sociales, correlación necesaria para la coherencia del modelo.



$f_{FsTe}(x) = y$ significa que a la formación social *x* le corresponde el territorio *y*.



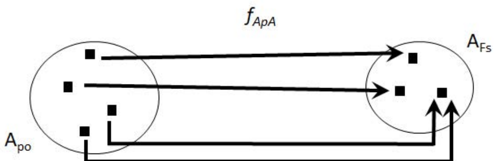
$f_{AfFTe}(x) = y$ plantea que al ambiente físico *x* (de alguna formación social) le corresponde el territorio *y* (de la misma formación social).



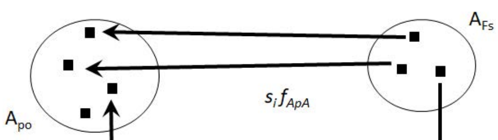
$f_{AfAf}(x) = y$ indica que el ambiente físico *x* (de alguna dupla población/distribución) es parte del ambiente físico *y* (de alguna formación social). La viñeta a la izquierda pone de relieve que f_{AfAf} es un epimorfismo, pues los ambientes físicos de varias poblaciones pueden ser



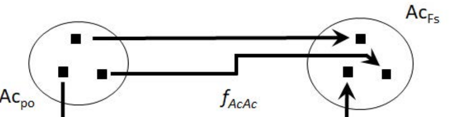
parte del ambiente físico de la misma formación social. Por ejemplo, el ambiente físico de una formación social puede abarcar tanto biomas alpinos como biomas tropicales, con poblaciones humanas en ambos.



$f_{ApA}(x) = y$ pone de relieve que el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural x (que le corresponde a alguna población/distribución) es parte del ambiente físico-socioeconómico-político-cultural y (que le corresponde a alguna formación social). f_{ApA} es un epimorfismo.

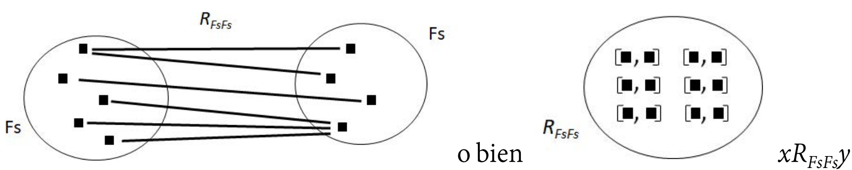


$s_i f_{ApA}(y) = x$ identifica un ambiente físico-socioeconómico-político-cultural x (de alguna población/distribución), que es parte del ambiente físico-socioeconómico-político-cultural y (de alguna formación social). Por tanto, $f_{ApA} \circ s_i f_{ApA}(y) = y$, lo cual también se puede expresar como $f_{ApA} \circ s_i f_{ApA} = 1_{A_{po}}$. Puesto que f_{ApA} es un epimorfismo, no tiene inversa, pero si tiene secciones: mapeos cuyo dominio es A_{Fs} (el codominio de f_{ApA}) y cuyo codominio es A_{po} (el dominio de f_{ApA}), y si primero se aplica alguno de estos mapeos y luego se aplica f_{ApA}, la composición resultante equivale a la identidad de A_{Fs}. Lo que se quiere poner de relieve con $s_i f_{ApA}$ es que el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural de una determinada dupla población/distribución está mediado por el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural de la formación social a la cual pertenece dicha dupla. En términos de la TCNH, las labores que invierte una determinada población para construir su ambiente, si bien pueden presentar peculiaridades propias, siguen las normatividades (en mayor o menor grado) y emplean recursos (al menos algunos) que les impone y les dota la formación social en la cual está inscrita dicha población.

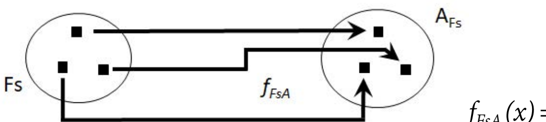


$f_{AcAc}(x) = y$ significa que el ambiente ideológico x (de una población/distribución) es parte del ambiente ideológico y (de una formación social).

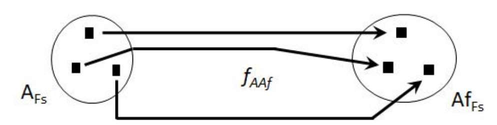
4.1.2.6. Con origen y destino en el nivel 3



o bien $xR_{FsFs}y$ (o bien $\langle x, y\rangle \in R_{FsFs}$) significa que la formación social x da lugar a la formación social y. Es posible que una formación social derive en varias otras formaciones (un reino que se disgrega en diversos estados independientes) o bien varias formaciones se colapsen en una nueva (diversas formaciones tribales que se colapsan en un reino). La relación R_{FsFs} impone un orden temporal pues si $xR_{FsFs}y$ entonces $f_{ClCl} \circ f_{FsCl}(x) = f_{FsCl}(y)$. Puesto que R_{FsFs} no es unívoca, en la primera viñeta (margen izquierdo) se presentan las asignaciones como segmentos sin punta de flecha. La segunda viñeta representa a R_{FsFs} como un conjunto de pares.



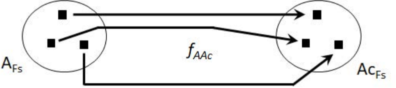
$f_{FsA}(x) = y$ significa que a la formación social x le corresponde el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural y.



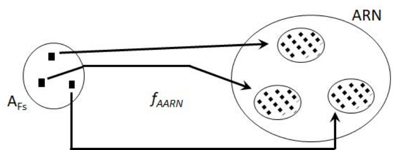
$f_{AAf}(x) = y$ significa que al ambiente físico-socioeconómico-político-cultural x (de alguna formación social) le



corresponde el ambiente físico *y* (de la misma formación social), o bien *y* es el componente físico de *x*.

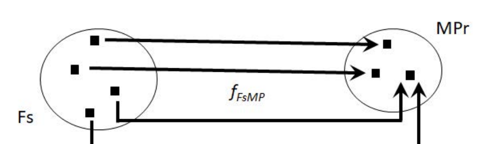


$f_{AAc}(x) = y$ significa que al ambiente físico-socioeconómico-político-cultural *x* (de alguna formación social) le corresponde el ambiente ideológico *y* (de la misma formación social), o bien *y* es el componente ideológico de *x*.

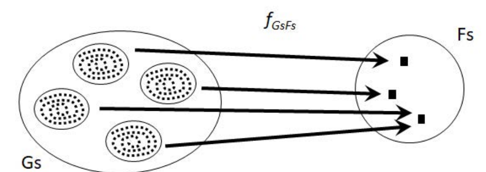


$f_{AARN}(x) = y$ significa que al ambiente físico-socioeconómico-político-cultural *x* (de alguna formación social) le corresponde el conjunto de artefactos y recursos naturales *y*, en tanto que los elementos de *y* forman parte de *x*.

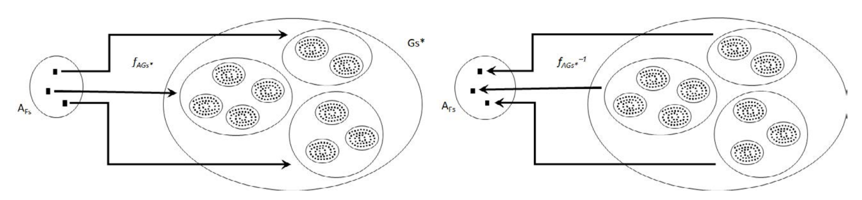
4.1.2.7. Con origen en el nivel 3 y destino en el nivel 4, o con origen en el nivel 4 y destino en el nivel 3



$f_{FsMP}(x) = y$ significa que la formación social *x* se corresponde con el modo de producción *y*. Puesto que diversas formaciones sociales pueden ser realizaciones del mismo modo de producción, f_{FsMP} es un epimorfismo.

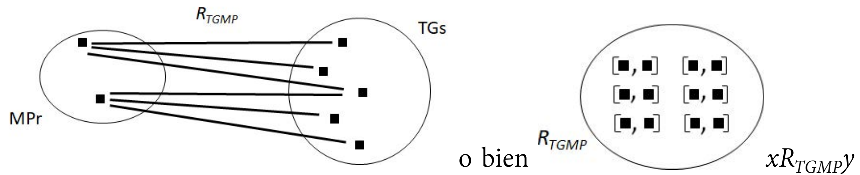


$f_{GsFs}(x) = y$ significa que el grupo social *x* pertenece a la formación social *y* (f_{GsFs} es un epimorfismo).

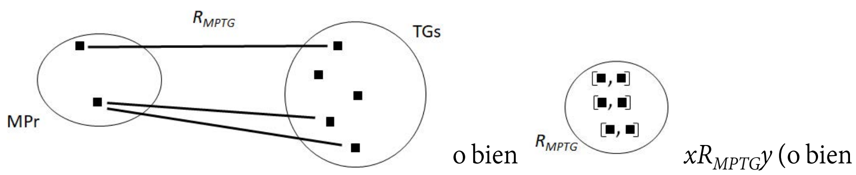


$f_{AGs^*}(x) = y$ significa que en el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural x (de alguna formación social) participan los grupos sociales que conforman al conjunto y. Esta flecha es un isomorfismo y por tanto tiene inversa, $f_{AGs^*}{}^{-1}$. La expresión $f_{AGs^*}{}^{-1}(y) = x$ podría interpretarse así: los grupos sociales reunidos en el conjunto y participan en la construcción del ambiente físico-socioeconómico-político-cultural x.

4.1.2.8. Con origen y destino en el nivel 4

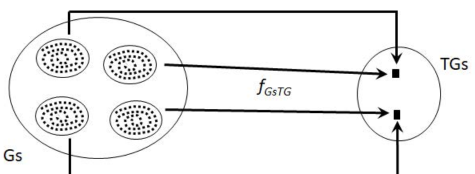


o bien $xR_{TGMP}y$ (o bien $\langle x, y\rangle \in R_{TGMP}$) plantea que el tipo de grupo social x —o bien la clase social (marxiana) en abstracto x— figura en el modo de producción y. Esta relación permite que un mismo tipo de grupo social aparezca en varios modos de producción, como es el caso de la burguesía que surge en el medievo como burguesía comerciante, cobra un papel preponderante en el tránsito de la sociedad feudal a la sociedad capitalista y constituye la clase dominante actual.

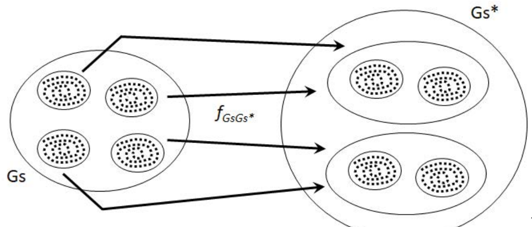


o bien $xR_{MPTG}y$ (o bien $\langle x, y\rangle \in R_{MPTG}$) establece que, en el modo de producción x, el tipo de grupo social y es dominante, en tanto que es la clase social (en abstracto) que controla (posee o es propietaria de) los medios de producción, gobierna las relaciones de produc-

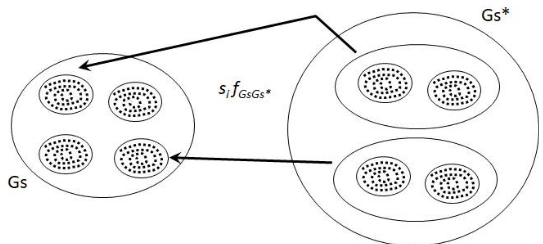
ción y subordina a las demás clases sociales que participan en ese modo de producción. R_{MPTG} se plantea como una relación en lugar de un morfismo unívoco para dejar abierta la posibilidad de modos de producción que estén dominados por más de una clase social.



$f_{GsTG}(x) = y$ significa que el grupo social *x* le corresponde el tipo de grupo social (o clase social marxiana en abstracto) *y*.



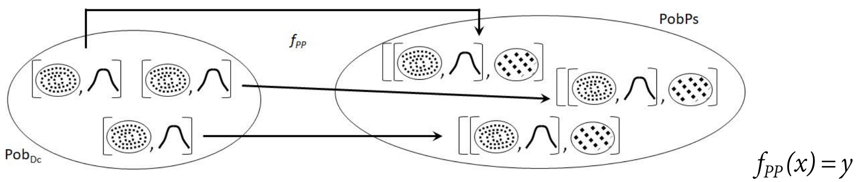
$f_{GsGs^*}(x) = y$ significa que el grupo social *x* pertenece al conjunto de grupos sociales *y* (*y* alberga los grupos sociales que producen y son producidos por el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural de alguna formación social).



$s_i f_{GsGs^*}(y) = x$ significa que *x* es el grupo (clase) social dominante del conjunto de grupos sociales *y*, en tanto que *x* controla los medios de producción y tiene una influencia política e ideológica preponderante , se apropia de la riqueza social excedente y subordina a los

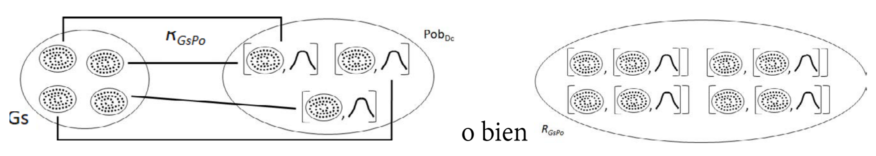
demás grupos sociales de y. De hecho, x es la clase dominante de la formación social en cuestión. El morfismo $s_i f_{GsGs^*}$ es una sección de f_{GsGs^*} (compárese la viñeta a la izquierda con la viñeta de f_{GsGs^*} arriba), pero una sección que identifica grupos dominantes. Aquí es importante señalar algunas sutilezas: f_{GsGs^*} puede tener muchas secciones, varias de las cuales no identifican grupos dominantes; por otra parte, si se contempla la posibilidad de que una formación social cuente con más de un grupo dominante, entonces deben existir más de una sección de f_{GsGs^*} que identifica tales grupos. Conviene, entonces, entender a $s_i f_{GsGs^*}$ no como un morfismo específico sino como uno posible —e intercambiable— de una familia de secciones de f_{GsGs^*} que identifican grupos dominantes.

4.1.2.9. Con origen en el nivel 1 y destino en el nivel 4, o con origen en el nivel 4 y destino en el nivel 1



$f_{PP}(x) = y$

significa que la población x, con su distribución de caracteres genético-fenotípico-culturales, da lugar al par y, conformada por la dupla población/distribución x y el conjunto de presiones selectivas que sufre x. Cabe aclarar que f_{PP} no introduce ninguna novedad pues es un mapeo doble de la identidad de $\mathrm{Pob}_{\mathrm{Dc}}$, $1_{\mathrm{Pob}_{\mathrm{Dc}}}$, y f_{PoPs}. Así, $f_{PP} = \langle 1_{PobDc}, f_{PoPs} \rangle$.

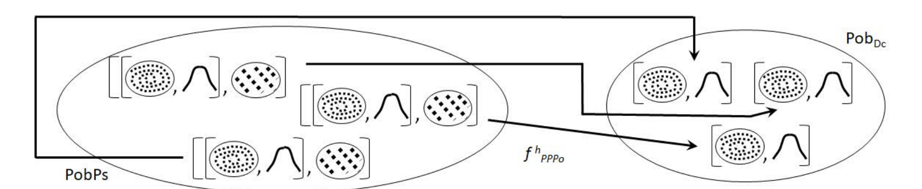


o bien

$xR_{GsPo}y$ (o bien $\langle x, y \rangle \in R_{GsPo}$) pone de relieve que el grupo social x está incluido en la población y, o mejor dicho está incluido en la población que constituye a la dupla población/distribución y. Otra manera de expresar lo anterior es así: si $xR_{GsPo}y$ entonces $x \subseteq \pi_1(y)$, donde π_1 es la primera proyección del conjunto $\mathrm{Pob}_{\mathrm{Dc}}$, esto es, el morfismo que le asigna a cada pareja de $\mathrm{Pob}_{\mathrm{Dc}}$ (recuérdese



que Pob_{Dc} es un conjunto de pares) el primer miembro de la dupla (una población). Nótese que puede darse el caso de que $xR_{GsPo}y$ y, además, $x = \pi_1(y)$, de modo que los grupos sociales son poblaciones. Parece una obviedad; sin embargo, el modelo da cabida a grupos sociales que no pueden ser, por si mismos, poblaciones cuyos integrantes se aparean y procrean: el ejemplo mencionado arriba de "mujeres trabajadoras de la región X, durante el periodo Z" es un caso elocuente de un grupo social que no es una población reproductiva.



$f^h_{PPPo}(x) = y$ significa que al par x —compuesto de una dupla población/distribución y el conjunto de presiones selectivas que sufre— le corresponde la dupla y, constituida de una población y su respectiva distribución de caracteres genético-fentipico-culturales. La población de la dupla y desciende de la población contenida en la dupla que constituye el primer integrante de la pareja x. Puesto que la relación de descendencia poblacional no es unívoca (ver la explicación de R_{Pdc}, arriba) el rótulo de esta saeta presenta un supra-índice h para indicar que el morfismo correspondiente es uno de una familia de morfismos que vinculan poblaciones con sus poblaciones descendientes. Así, $f^h_{PPPo}(x) = y$ expresa que la población de la dupla y es la h-ésima población descendiente de la población contenida en x. Ahora bien, incluir este morfismo en el modelo es con la intención de destacar una relación ecológica/evolutiva fundamental, a saber: una población tiene tal distribución de caracteres porque desciende de una población que tiene tal distribución de caracteres y está sometida a tal conjunto de presiones selectivas.

4.1.3. Rutas conmutativas de la figura 4

Si no se explicitan los circuitos conmutativos que contiene, la estructura expuesta hasta ahora es insuficiente para un cabal entendimiento del modelo que se pretende construir. Sin más preámbulo se da paso a esta tarea.

4.1.3.1. Circuitos conmutativos en los niveles 1 a 3

1. $f_{PoCl} = f_{FsCl} \circ f_{PoFs}$. El periodo calendárico correspondiente a una determinada dupla población/distribución es el mismo periodo que le corresponde a la formación social en que está inserta dicha dupla.
2. $f_{PoTe} \subseteq f_{FsTe} \circ f_{PoFs}$. El territorio de una determinada dupla población/distribución es parte del territorio que le corresponde a la formación social en que está inserta dicha dupla.
3. $f_{PoPs} = f_{ApPs} \circ (f_{FPAp} \circ f_{PoFPr})$. El conjunto de presiones selectivas que se cierne sobre una población/distribución se corresponde con el conjunto de presiones que emanan del ambiente físico- socioeconómico-político-cultural que esa dupla coadyuvó a construir.
4. $f_{PoTe} \subseteq (f_{AfpTe} \circ f_{ApAf}) \circ (f_{FPAp} \circ f_{PoFPr})$. Semejante al inciso 2, pero aquí se establece que el territorio de una determinada dupla población/distribución es i) parte del territorio que le corresponde a la formación social en que está inserta dicha dupla; ii) el territorio de esa formación se desprende del ambiente físico de ella, el cual, a su vez, engloba el ambiente físico de la población/antes mencionada; iv) y esa dupla ha contribuido a construir su entorno físico local.
5. $f_{ApA} \circ (f_{FPAp} \circ f_{PoFPr}) = (f_{FsA} \circ f_{PoFs})$. El ambiente físico-socioeconómico-político-cultural que una dupla población/distribución contribuye a construir, se inserta en un ambiente físico-socioeconómico-político-cultural mayor, el cual se corresponde con el ambiente de la formación social a la que pertenece la población/distribución antes dicha.
6. Para toda x en $\mathrm{Pob}_{\mathrm{Dc}}$ existe alguna sección, $s_i f_{ApA}$, de f_{ApA} tal que:
   $f_{FPAp} \circ f_{PoFPr}(x) = (s_i f_{ApA} \circ f_{FsA}) \circ f_{PoFs}(x)$.
   El ambiente físico-socioeconómico-político-cultural que una dupla población/distribución contribuye a construir, se corresponde con una porción del ambiente físico-socioeconómico-político-cultural de la formación social a la que pertenece tal población/distribución.
7. $f_{CCAc} \circ (\pi_2 \circ f_{PoFPr}) = f_{ApAc} \circ (f_{FPAp} \circ f_{PoFPr})$. El ambiente ideológico en que está inscrito el conjunto de creencias, costumbres y saberes de una dupla población/distribución, es un aspecto del ambiente físico-socioeconómico-político-cultural que esa dupla ha coadyuvado a construir.



8. $f_{AAc} \circ (f_{FsA} \circ f_{PoFs}) = (f_{AcAc} \circ f_{CCAc}) \circ (\pi_2 \circ f_{PoFPr})$. El ambiente ideológico que le corresponde a la formación social de una población/distribución abarca la articulación de creencias, costumbres y saberes en el ambiente ideológico que coadyuva a construir dicha dupla población/distribución.
9. $f_{MsARN} \circ (\pi_3 \circ f_{PoFPr}) = f_{AARN} \circ (f_{FsA} \circ f_{PoFs})$. Aclaración: $\pi_3 \circ f_{PoFPr}(x) \subseteq (f_{MsARN} \circ \pi_3) \circ f_{PoFPr}(x)$.
   El conjunto de obras (de infraestructura, de arte, monumentos, edificios, etc.), artefactos (todo tipo de herramienta, utensilio, dispositivo elaborado por seres humanos) y recursos naturales que le corresponde al conjunto de medios de subsistencia de una población/distribución (aclaración: le corresponde porque es un subconjunto de aquél), es el conjunto de obras, artefactos y recursos naturales derivado del ambiente físico-socioeconómico-político-cultural de la formación social a la que pertenece la población/distribución en cuestión.
10. $f_{MpARN} \circ (\pi_4 \circ f_{PoFPr}) = f_{AARN} \circ (f_{FsA} \circ f_{PoFs})$. Aclaración: $\pi_4 \circ f_{PoFPr}(x) \subseteq (f_{MpARN} \circ \pi_4) \circ f_{PoFPr}(x)$.
    El conjunto de obras, artefactos y recursos naturales que le corresponde al conjunto de medios de producción y obras de infraestructura de una población/distribución (aclaración: le corresponde porque es un subconjunto de aquél), es el conjunto de obras, artefactos y recursos naturales derivado del ambiente físico-socioeconómico-político-cultural de la formación social a la que pertenece la población/distribución en cuestión.
11. $f_{PrARN} \circ (f_{FPPr} \circ f_{PoFPr}) = f_{AARN} \circ (f_{FsA} \circ f_{PoFs})$. Aclaración: $f_{FPPr} \circ f_{PoFPr}(x) \subseteq (f_{PrARN} \circ f_{FPPr}) \circ f_{PoFPr}(x)$.

El conjunto de obras, artefactos y recursos naturales que le corresponde al conjunto de bienes producidos por una población/distribución (aclaración: le corresponde porque es un subconjunto de aquél), es el conjunto de obras, artefactos y recursos naturales derivado del ambiente físico-socioeconómico-político-cultural de la formación social a la que pertenece la población/distribución en cuestión.

Hay otros circuitos conmutativos en estos niveles, pero no se explicitan porque se pueden derivar de los once anteriores.

4.1.3.2. Circuitos conmutativos en los niveles 3 y 4

1. $f_{GsGs^*} = f_{AGs^*} \circ (f_{FsA} \circ f_{GsFs})$. Aclaración: para toda $x \in$ Gs, $x \in f_{GsGs^*}(x)$. El conjunto de grupos sociales que le corresponde a un grupo social (le corresponde porque pertenece a él) se deriva del ambiente físico-socioeconómico-político-cultural de la formación social a la que pertenece ese grupo social.

4.1.3.3. Aclaraciones sobre el morfismo f_{PP}

Arriba se indicó que $f_{PP} = \langle 1_{PobDc}, f_{PoPs} \rangle$, pero f_{PoPs} es igual a la composición de otros morfismos que vinculan poblaciones con ambientes y formaciones sociales. Así, las asignaciones de f_{PP} ponen en juego el carácter u origen bio-social de las presiones selectivas que se ciernen sobre una población:

$$f_{PP} = \langle 1_{PobDc}, f_{PoPs} \rangle = \langle 1_{PobDc}, f_{ApPs} \circ (f_{FPAp} \circ f_{PoFPr}) \rangle.$$

Hasta aquí se destaca la labor constructiva que realizan las poblaciones respecto de su entorno local, en la formulación de f_{PP}. Ahora, si se toma en cuenta que el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural local está influenciado de manera importante por el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural de la formación social en el que está inserto una determinada población, se obtiene lo siguiente:

para toda x en Pob_{Dc}, existe alguna sección, $s_i f_{ApA}$, de f_{ApA} tal que:
$f_{PP}(x) = \langle 1_{\text{Pob}_{\text{Dc}}}, f_{PoPs} \rangle(x) = \langle 1_{\text{Pob}_{\text{Dc}}}, f_{ApPs} \circ (f_{FPAp} \circ f_{PoFPr}) \rangle(x) = \langle 1_{\text{Pob}_{\text{Dc}}}, (f_{ApPs} \circ s_i f_{ApA}) \circ (f_{FsA} \circ f_{PoFs}) \rangle(x)$

4.2. Hacia la formulación del principio guía de MCSMNH

4.2.1. Aclaraciones adicionales sobre la relación R_{Pdc}

El esquema de la Figura 4 y su explicación permiten entrever la estructura del modelo, pero no las inferencias que admite éste respecto de poblaciones en relación de descendencia, inferencias sobre las cuales descansa el principio guía de MCSMNH. Para ello es menester abundar sobre las composiciones de morfismos



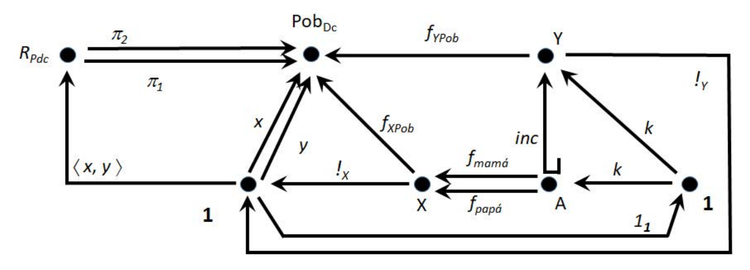


Figura 5. Precisiones acerca de la relación R_{Pdc}.

y las rutas conmutativas que se desprenden de la relación de descendencia. Se hace esto con base en diagramas (ver figuras 6 y 7) derivados de la Figura 4, que si bien son más simples, cada uno de ellos preserva una subestructura del anterior (y en conjunto rescatan toda la estructura del anterior).

Pero antes de continuar es menester pormenorizar una subestructura tocante a la relación R_{Pdc}: al explicarla, reglones arriba, se estableció que las poblaciones involucradas debían estar vinculadas por lazos de parentesco. Esto no se mostró de manera gráfica en la Figura 4 por falta de espacio, pero en la Figura 5 se muestra con todo detalle (conviene revisar, también, la Figura 3 pues allí se discuten varios formalismos que vienen a colación en el presente párrafo). Allí, $\mathrm{R_{Pdc}}$ es la relación descrita arriba, pero representada como un conjunto de pares (pares de duplas de poblaciones y sus distribuciones geno-feno-cultural); el **1** representa al singulete, un conjunto que solo consta de un elemento abstracto. X, A y Y representan conjuntos de personas —esto es, poblaciones humanas cuya única determinación es que son colecciones de individuos— de modo que A es un subconjunto de Y, y X es una población distinta a la de Y pero puede haber algún solape (personas que son jóvenes en la población X pero viejas en la población Y). En lo tocante a los morfismos, $\langle x, y\rangle$ identifica a la pareja $\langle x, y\rangle$ de R_{Pdc}; esto es, el morfismo "toma" el punto abstracto del singulete y le asigna el par $\langle x, y\rangle$. Las saetas π_1 y π_2 son proyecciones: la primera mapea a $\mathrm{Pob_{Dc}}$ la primera dupla que integra la pareja de duplas de los elementos de $\mathrm{R_{Pdc}}$; π_2 ejecuta una acción semejante, pero mapea a $\mathrm{Pob_{Dc}}$ la segunda dupla que integra la pareja de duplas de los elementos de $\mathrm{R_{Pdc}}$. Los morfismos *x* y *y* identifican, respectivamente, a los elementos *x* y *y* de $\mathrm{Pob_{Dc}}$ (*x* identifica a la dupla población/distribución *x* y *y* identifica a la dupla población/distribución *y*). El rótulo $!_X$ representa una función que le asigna

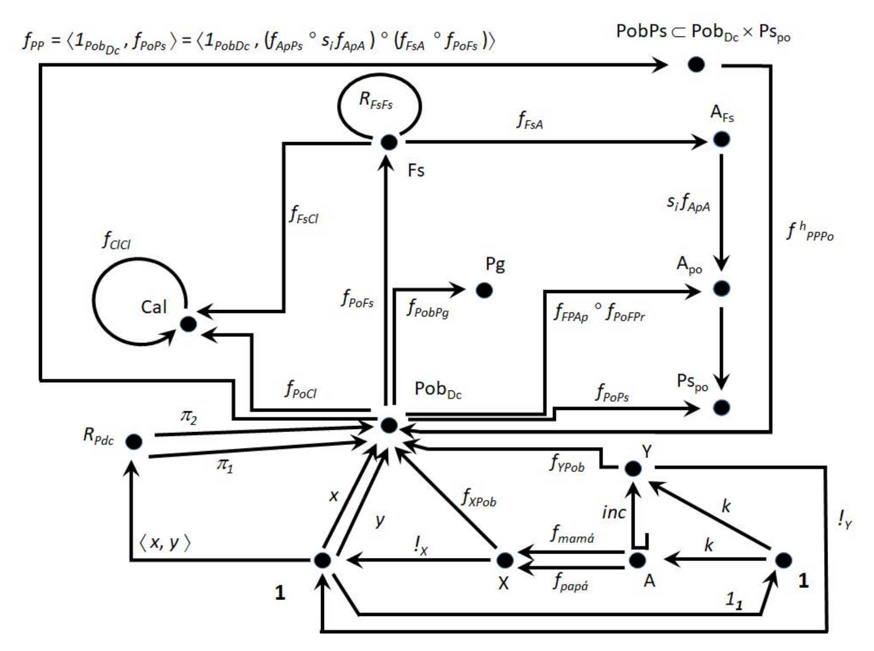


Figura 6. Esquema del principio guía del MCSMNH.

el único punto del singulete a todos los integrantes de X. Por su parte, f_{XPob} mapea personas (los miembros de X) a elementos de Pob_{Dc}; sin embargo, conviene señalar que en la figura 5 $f_{XPob} = x \circ !_X$, de modo que f_{XPob} le asigna un solo elemento (una sola dupla: el elemento *x*) de Pob_{Dc} a todas las personas del conjunto X. Como ya se ha dicho, A también es un conjunto de personas, si se selecciona cualquiera de ellas, llámese *s*, y se obtiene que $f_{mamá}(s) = t$, entonces la persona *t* es la madre biológica de la persona *s*; en cambio, $f_{papá}(s)$ identifica al padre biológico de *s*. La flecha con bastón, *inc*, pone de relieve que A es un subconjunto de Y: todos los elementos de A se mapean a sí mismos en Y (Lawvere y Schanuel, 2002, y otros textos introductorios a la teoría de categorías utilizan flechas con bastón para indicar la relación “subconjunto de”). El morfismo *k* identifica el integrante *k* del conjunto A, y puesto que este último es una subcolección de Y, *k* también identifica a la persona *k* de Y. La flecha f_{YPob} mapea las personas de Y a un solo elemento *y* de Pob_{Dc}, $!_Y$ mapea todos los elementos de Y al único integrante del singulete y, finalmente, 1_1 es la función de identidad del singulete.

Hecha la aclaración, en seguida se presenta el principio guía del modelo (ver Figura 6).

El diagrama de la Figura 6 se acompaña de las siguientes inferencias que permite MCSMNH.

1. $\langle x, y \rangle \in R_{Pdc}$ si y sólo sí:
   - i) Existen conjuntos (poblaciones) X, Y y A (A es un subconjunto de Y, pero no es un subconjunto de X) tal que:
     - i.1) $\pi_1 \circ \langle x, y \rangle = x$;
     - i.2) $\pi_2 \circ \langle x, y \rangle = y$;
     - i.3) $x \circ !_X = f_{XPob}$;
     - i.4) $y \circ !_Y = f_{YPob}$;
     - i.5) para todo morfismo k, $1 \xrightarrow{k} \mathrm{A}$, $f_{mamá} \circ k \in \mathrm{X}$ y $f_{papá} \circ k \in \mathrm{X}$;
     - i.6) $(f_{PobPg} \circ x) \cap (f_{PobPg} \circ y) \neq \varnothing$
   - ii) $f_{ClCl} \circ (f_{PoCl} \circ x) = f_{PoCl} \circ y$;
   - iii) $(f_{PoFs} \circ x) R_{FsFs} (f_{PoFs} \circ y)$
   - iv) $(f_{ClCl} \circ f_{FsCl}) \circ (f_{PoFs} \circ x) = f_{FsCl} \circ (f_{PoFs} \circ y)$;
   - v) existe una $i \in \{1, 2, \ldots, \mathrm{n}\}$ y una $h \in \{1, 2, \ldots, \mathrm{m}\}$ tal que: ${f^h}_{PPPo} \circ (f_{PP} \circ x) = y$; o en forma extendida, ${f^h}_{PPo} \circ (\langle 1_{Pob_{Dc}}, (f_{ApPs} \circ s_i f_{ApA}) \circ (f_{FsA} \circ f_{PoFs}) \rangle \circ x) = y$.

El inciso 1.i establece que dos duplas de población/distribución geno-feno-cultural, la dupla x y la dupla y, están en la relación R_{Pdc} solo si una porción, A, de los integrantes correspondientes a la población Y, de la dupla y, tiene a sus progenitores en la otra población, X, de la dupla x. En otras palabras, una población desciende de la otra, pero si se admiten los fenómenos de migración y continuidad de generaciones, no necesariamente es el caso de que la madre y el padre de todas las personas que conforman a la población descendiente sean miembros exclusivos de la población progenitora (esto solo se cumple para un subconjunto, A, de la población descendiente). Todo lo anterior se plasma en los sub-incisos 1.i.1 a 1.i.5; en consecuencia, la intersección de los pozos genéticos, correspondientes a las duplas x y y, no es vacía (1.i.6).

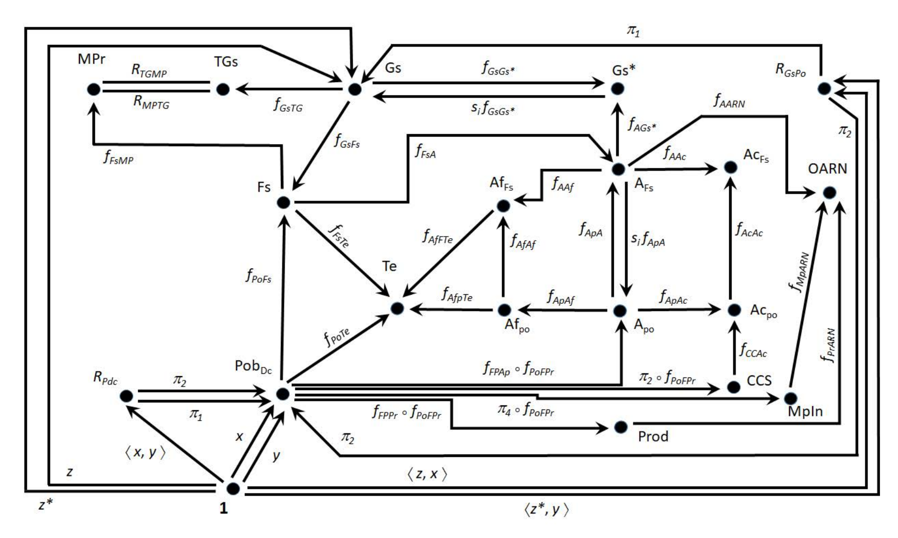


Figura 7. Rutas inferenciales concernientes a grupos sociales.

El apartado 1.ii pone de relieve que la dupla *x* antecede en el tiempo a (y es el antecesor más próximo de) la dupla *y*. Además, 1.iii destaca que las formaciones sociales a las que pertenecen las dos poblaciones (con sus respectivas distribuciones geno-feno-culturales) están en relación, lo cual implica que tales formaciones también se suceden en el tiempo (1.iv). Finalmente, el apartado 1.v asevera lo siguiente: la población/distribución *x*, junto con el conjunto de presiones selectivas que se ciernen sobre ella, da lugar a la población/distribución *y*. La *h* en el supra índice de f^h_{PPPo} y en la expresión "existe una… $h \in \{1, 2,\ldots, m\}$…" tiene por cometido indicar que el morfismo en cuestión es uno de varios posibles que vinculan poblaciones progenitoras (con sus respectivas distribuciones de caracteres geno-feno-culturales y con sus respectivos conjuntos de presiones selectivas) con poblaciones descendientes (con sus respectivas distribuciones de caracteres geno-feno-culturales), debido a que varias poblaciones se pueden derivar de una misma población progenitora si, por ejemplo, diversas fracciones de los descendientes van a colonizar distintos territorios apartados, mientras que una fracción de ellos se queda en el territorio original. De cualquier manera, f^h_{PPPo} es el adecuado para la situación representada con las poblaciones/distribu-

ciones x y y; es decir, es el adecuado para el caso en que se aplica el modelo. Más allá de las aclaraciones sobre la notación empleada, el asunto nodal de 1.v es que la población descendiente presenta la distribución geno-feno-cultural que presenta porque su población progenitora, con su propia distribución de caracteres, estuvo sometida a determinadas presiones selectivas, emanadas del ambiente en que vivía y contribuyó a construir, el cual, a su vez, estuvo influenciado por el ambiente (también construido colectivamente) de la formación social a la que pertenecía la población progenitora.

A fin de cuentas, el principio guía recién pormenorizado toca aspectos de las herencias genética, ecológica y cultural de la TCNH. Sin embargo, MCDMNH da cabida a inferencias más precisas sobre las últimas dos, las cuales se discuten a continuación.

4.2.3. Rutas inferenciales complementarias

Conviene consultar la Figura 7 para seguir las secciones siguientes.

4.2.3.1. Más inferencias respecto de la herencia ecológica y la herencia cultural

2. Existe algún $\langle x, y \rangle \in R_{Pdc}$ tal que:
   2.i) $[(f_{AARN} \circ f_{FsA}) \circ (f_{PoFs} \circ x)] \cap [(f_{AARN} \circ f_{FsA}) \circ (f_{PoFs} \circ y)] \neq \varnothing$;
   2.ii) $(f_{FPAp} \circ f_{PoFPr} \circ x) \sqcap (f_{FPAp} \circ f_{PoFPr} \circ y) \neq \varnothing$;
   2.iii) $[(f_{ApAf} \circ f_{FPAp}) \circ (f_{PoFPr} \circ x)] \sqcap [(f_{ApAf} \circ f_{FPAp}) \circ (f_{PoFPr} \circ y)] \neq \varnothing$;
   2.iv) $(f_{FPPr} \circ f_{PoFPr} \circ x) \cap (\pi_4 \circ f_{PoFPr} \circ y) \neq \varnothing$;
   2.v) $(\pi_2 \circ f_{PoFPr} \circ x) \cap (\pi_2 \circ f_{PoFPr} \circ y) \neq \varnothing$

   2.1. Si existe algún $\langle x, y \rangle \in R_{Pdc}$ tal que $[(f_{AAc} \circ f_{FsA}) \circ (f_{PoFs} \circ x)] \sqcap [(f_{AAc} \circ f_{FsA}) \circ (f_{PoFs} \circ y)] = \varnothing$, entonces: $f_{FsMP} \circ (f_{PoFs} \circ x) \neq f_{FsMP} \circ (f_{PoFs} \circ y)$.

Existen duplas población/distribución, x y y, en la relación de descendencia (y desciende de x) tal que: 2.i) algunos ítems del conjunto de obras, artefactos y recursos naturales que le corresponde a la formación social a la que pertenece x, se preserven en el conjunto de obras, artefactos y recursos naturales que le corresponde a la formación social a la que pertenece y; 2.ii) también se preserven

algunos aspectos del ambiente físico-socioeconómico-político-cultural que coadyuva a construir *x*, en el ambiente físico-socioeconómico-político-cultural que coadyuva a construir *y*;[5] 2.iii) se preservan algunos aspectos del ambiente físico en que vive (y contribuye a construir) *x* en el entorno físico en que vive (y participa en su edificación) *y*;[6] 2.iv) algunos bienes producidos por *x* son medios de producción y obras de infraestructura de los cuales dispone *y*; 2.v) algunos integrantes del conjunto de creencias, costumbres y saberes de *x* se preservan en el conjunto de creencias, costumbres y saberes de *y*. Si bien lo expresado en el apartado 2, con todos sus rubros, se antoja frecuente en la historia de poblaciones humanas reales, pueden haber casos donde no ocurre lo estipulado, por eso se plantea 2 en términos existenciales (existe un…). Por ejemplo, el inciso 2.iii no se cumple si acaso un pueblo entero (en el sentido de comunidad de lengua, historia y cultura; no en el sentido de poblado) sufre el reacomodo forzoso y expedito, de su terruño de origen a un lugar lejano y ecológicamente muy distinto (o se cumple trivialmente, *v. gr.* hay moléculas de oxígeno en el aire, en ambos lugares).

El punto 2.1. plantea una situación contra-fáctica pues establece que si existieran duplas población/distribución, *x* y *y*, en la relación de descendencia (*y* desciende de *x*) tal que no se preserva aspecto alguno del ambiente ideológico correspondiente a la formación social a la cual pertenece *x*, en el ambiente ideológico correspondiente a la formación social a la cual pertenece *y* (seguramente un escenario inexistente en la historia, pero viene bien aquí como situación extrema), entonces el modo de producción correspondiente a la formación social a la cual pertenece *x* es distinto al modo de producción correspondiente a la formación social a la cual pertenece *y*. El inciso plantea una idealizada situación límite: si no hay aspectos que comparten los ambientes ideológicos de las forma-

[5] El símbolo ⊓ se utiliza para indicar la intersección de estructuras más complejas que una mera colección de elementos. Los ambientes de los conjuntos A_{po}, A_{Fs}, etc. son estructuras así.

[6] El punto 2.iii es muy plausible si *x* y *y* comparten el mismo territorio, pero también lo es, aunque en menor grado, si no lo comparten: si *y*, por ejemplo, es una población de colonos en tierras lejanas, podrían figurar en esa nueva comarca determinados artefactos físicos que se transportaron del sitio de origen y que, por tanto, participan en la configuración del ambiente físico de ambas locaciones; o bien cabría pensar en determinadas especies vegetales y animales que acompañaron a los colonos a su nuevo terruño y allí se establecieron como especies introducidas.



ciones sociales involucradas, entonces es seguro que tales formaciones se corresponden con modos de producción distintos. De cualquier manera, la historia sí ofrece casos donde son muy pocos los aspectos compartidos de los conglomerados ideológicos implicados, sobre todo si la transición de una formación a la otra estuvo mediada por una revolución social radical.

4.2.3.2. Inferencias relativas a poblaciones y grupos sociales

4. si $\langle x, y\rangle \in R_{Pdc}$, $\langle z, x\rangle \in R_{GsPo}$, $\langle z^*, y\rangle \in R_{GsPo}$ entonces:
   4.i) $\pi_1 \circ \langle z, x\rangle = z$ y $\pi_1 \circ \langle z^*, y\rangle = z^*$;
   4.ii) $\pi_2 \circ \langle z, x\rangle = x$ y $\pi_2 \circ \langle z^*, y\rangle = y$;
   4.iii) $f_{GsFs} \circ (\pi_1 \circ \langle z, x\rangle) = f_{PoFs} \circ (\pi_2 \circ \langle z, x\rangle)$ y $f_{GsFs} \circ (\pi_1 \circ \langle z^*, y\rangle) = f_{PoFs} \circ (\pi_2 \circ \langle z^*, y\rangle)$;
   4.1. Existen $\langle x, y\rangle \in R_{Pdc}$, $\langle z, x\rangle \in R_{GsPo}$, $\langle z^*, y\rangle \in R_{GsPo}$ tal que:
   si $[f_{GsTG} \circ (\pi_1 \circ \langle z, x\rangle) = f_{GsTG} \circ (\pi_1 \circ \langle z^*, y\rangle)]$ y $[(s_i f_{GsGs^*} \circ f_{GsGs^*}) \circ (\pi_1 \circ \langle z, x\rangle) \neq (\pi_1 \circ \langle z, x\rangle)]$ y $[(s_i f_{GsGs^*} \circ f_{GsGs^*}) \circ (\pi_1 \circ \langle z^*, y\rangle) = (\pi_1 \circ \langle z^*, y\rangle)]$ entonces:
   $(f_{FsMP} \circ f_{PoFs}) \circ (\pi_2 \circ \langle z, x\rangle) \neq (f_{FsMP} \circ f_{PoFs}) \circ (\pi_2 \circ \langle z^*, y\rangle)$.
      4.1.i) $[f_{GsTG} \circ (\pi_1 \circ \langle z, x\rangle)]\ R_{TGMP}\ [(f_{FsMP} \circ f_{PoFs}) \circ (\pi_2 \circ \langle z, x\rangle)]$;
      4.1.ii) $[f_{GsTG} \circ (\pi_1 \circ \langle z, x\rangle)]\ R_{TGMP}\ [(f_{FsMP} \circ f_{PoFs}) \circ (\pi_2 \circ \langle z^*, y\rangle)]$;
      4.1.iii) no es el caso que: $[(f_{FsMP} \circ f_{PoFs}) \circ (\pi_2 \circ \langle z, x\rangle)]\ R_{MPTG}\ [f_{GsTG} \circ (\pi_1 \circ \langle z, x\rangle)]$;
      4.iv) $[(f_{FsMP} \circ f_{PoFs}) \circ (\pi_2 \circ \langle z^*, y\rangle)]\ R_{MPTG}\ [f_{GsTG} \circ (\pi_1 \circ \langle z, x\rangle)]$.

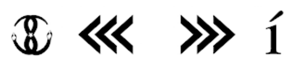
Los primeros dos sub-incisos del punto 4 son obvios, pero igual se explicitan a continuación para no dejar cabos sueltos y también porque pueden guiar al lector en su navegación por la Figura 7. El encabezado plantea que si el par de duplas población/distribución, $\langle x, y\rangle$, está en la relación de descendencia R_{Pdc} (y desciende de x) y el grupo social z es parte o se corresponde con la población de la dupla x, y el grupo social z^* es parte o se corresponde con la población de la dupla y, entonces: 4.i) las primeras proyecciones de las parejas $\langle z, x\rangle$ y $\langle z^*, y\rangle$ son z y z^* respectivamente; 4.ii) las segundas proyecciones de esos pares son, x y y, respectivamente; 4.iii) el grupo social z pertenece a la misma formación social a la que pertenece la dupla población/distribución x, y el grupo social z^*

pertenece a la misma formación social a la que pertenece la dupla población/distribución *y*.

El punto 4.1. propone que existe algún par de duplas población/distribución, $\langle x, y \rangle$, que están en la relación de descendencia R_{Pdc} (*y* desciende de *x*), algún grupo social *z* que es parte o se corresponde con la población de la dupla *x*, y algún grupo social z^* que es parte o se corresponde con la población de la dupla *y*, tal que: si *z* y z^* se corresponden con el mismo tipo de grupo social (es decir si se corresponden con la misma clase social marxiana) y *z* no es un grupo social dominante pero z^* si lo es, entonces el modo de producción correspondiente a la formación social a la que pertenece *x* es distinto al modo de producción correspondiente a la formación social a la que pertenece *y*. Los incisos 4.1.i y 4.1.ii establecen que la clase correspondiente a los grupos sociales *z* y z^* figuran en los modos de producción asociados a las formaciones sociales en que participan *x* y *y*, respectivamente. El siguiente apartado, 4.1.iii, indica que esa clase social no domina el modo de producción asignado a la formación social en la que figura *x*, mientras que, según 4.1.iv, sí es la dominante del modo de producción correspondiente a la formación social a la que pertenece *y*.

Las revoluciones sociales radicales, donde una clase desbanca a otra en la conducción de la sociedad y sienta las bases para un nuevo orden político y socioeconómico ejemplifican el cambio de escenario expresando en el punto 4.1 (y sus sub-incisos). Ahora bien, la razón por la cual dicho apartado se presenta en términos existenciales es en atención a desarrollos históricos donde ocurre lo que se estipula en el antecedente de 4.1 pero no hay cambio de modo de producción. Por ejemplo, dinámicas donde grupos campesinos sustituyen violentamente a otros grupos campesinos en el control de la maquinaria estatal, sin que exista un cambio cualitativo en la base económica de las sucesivas formaciones sociales. Semejantes acontecimientos son recurrentes en las formas despóticas del modo de producción asiático (véase Marx, 1973: 471-487).[7]

[7] Sin embargo, es un estamento del grupo rebelde el que se apodera de la maquinaria de estado y recibe tributos, no el grupo en conjunto; éste sigue siendo tributario junto con las demás comunidades campesinas.



5. Conclusiones

El motivo de elaborar MCSMNH fue, sobretodo, experimentar con el potencial expresivo del aparato categorial empleado. De hecho, apenas se toca la superficie de sus posibilidades pues MCSMNH no rebasa la categoría de los conjuntos, no emplea functores, functores adjuntos y otras herramientas de la teoría de categorías.[8] El modelo es un primer esfuerzo que admite diversas adecuaciones. Una primera crítica a enfrentar es la abundancia de formulaciones para expresar cosas que, una vez traducidas a lenguaje llano, son obvias. No carece de sustento tal aseveración y seguramente es un problema de toda representación matemática de un ensamble conceptual denso. Sin embargo, la obviedad se antoja más una sensación luego de una exposición detallada, pausada y sistemática. Y aun si MCSMNH es un armazón de pequeñas obviedades, de rutas inferenciales que se perciben evidentes luego de ser decodificadas, el arreglo completo no es tan obvio. De hecho, buena parte de los nodos, morfismos y composiciones sugieren aspectos que ameritan investigaciones empíricas más profundas, por ejemplo, la relación entre presiones selectivas y dinámicas ambientales derivadas de actividades humanas, socialmente articuladas pero con tensiones y conflictos. Por otra parte, huelga decir que todos los ejemplos históricos aludidos a lo largo de la exposición se refieren a episodios de las edades moderna y contemporánea, lo cual podría dar la impresión de que las aplicaciones del modelo se limitan a esas eras. A pesar de las ejemplificaciones, no es la intención de quien escribe.

Ayudaría economizar en la cantidad de puntos y flechas: quizá se podría colapsar todo lo referente a los ambientes de poblaciones y formaciones sociales en una sola entidad, "ambiente", origen y destino de diversos morfismos expresivos de relaciones entre tipos de ambientes. Habrá que perfeccionar el manejo del tiempo, aunque referirlo como intervalos calendáricos se antoja bien atinado para un modelo que se aplica a episodios históricos. De cualquier manera, convendría una mejor noción de las extensiones de los periodos involucradas.

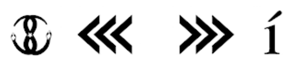
[8] El libro de Ehresmann y Vanbremeersch (2007) es un buen ejemplo de la aplicación del aparato categorial, con todas sus herramientas, a fenómenos de interés biológico y de otras disciplinas, a saber: la evolución de sistemas cognitivos.

Una de las piedras angulares de MCSMNH es la noción de duplas compuestas por una población y su distribución multivariada de caracteres genéticos, fenotípicos y culturales. Para quien se proponga aplicar el modelo a un caso histórico real, sin duda será un enorme reto revelar semejante variabilidad en las poblaciones de su interés. Con suerte, tendrá una imagen muy parcial de tales distribuciones, más basada en indicios entresacados de los registros históricos que en datos duros. No obstante, es un comienzo. Por otra parte, los documentos de archivo no son las únicas fuentes para reconstruir una población histórica: sirve también el análisis de osamentas, de material genético preservado en ellas, de restos vegetales y animales, etc. En fin, la tarea es ardua pero no imposible y, de hecho, la literatura científica ya ofrece reconstrucciones parciales de poblaciones históricas y de sus ambientes.

Un problema análogo para la aplicación del MCSMNH consiste en determinar lo que es un ambiente físico-socioeconómico-político-cultural, y cómo revelar semejante entorno para una población o formación social histórica. A modo de sugerencia —y en el entendido de que es uno de múltiples caminos a seguir—, la teoría de la producción del espacio de Henri Lefebvre (1991) aborda problemas de esta naturaleza y se antoja de gran utilidad para el análisis más fino de los escenarios a los que aluden, en términos completamente abstractos y generales, los nodos A_{po}, A_{Fs} y las flechas f_{FPAp} y f_{FsA}. Quizá un defecto del esquema es que oculta, o no explicita de mejor manera, el concepto de relaciones de producción. De cualquier manera, está implícito en los nodos y aristas recién mencionados, así como en la entidad FPro y la saeta f_{FPPr}.

Tal vez resulte extraño el hecho de que no se establece ninguna relación de sucesión entre los modos de producción, como sí se hace con las formaciones sociales (la relación R_{FsFs}). La razón de ello es marcar distancia respecto de una concepción "etapista" y lineal del desarrollo histórico, defendida por algunos autores marxistas.[9] Puesto que las formaciones sociales son entidades menos idealizadas y están ubicadas en regiones y épocas concretas, la idea de sucesión, aún si hay marcados quebrantos políticos, económicos e ideológicos, es menos problemática (al fin y al cabo, la Unión Soviética sucedió a la Rusia de los Roma-

[9] Sobre todo autores de las primeras décadas del siglo XX. Bujarin (1974) es un caso palmario de semejante concepción.



nov). El hecho de que el MCSMNH plantea la relación R_{FsFs} y vincula formaciones sociales con modos de producción mediante el morfismo f_{FsMP}, no implica una sucesión progresiva de modos de producción.

Por último, si de alguna manera se pudiera representar con el aparato categorial el efecto de la deriva génica, así como la herencia epigenética, habría una mejora sustancial del modelo. No es que estos conceptos se resistan al aparato en cuestión, la falla se debe a las limitaciones y desconocimiento del modelizador.

Referencias

BADIOU, A. (2014). *Mathematics of the Transcendental*. Bartlett, A.J. y A. Ling (trads.). London: Bloomsbury.

BOWLES, S. (2000). "Economic institutions as ecological niches". *Behavioral and Brain Sciences*, 23:148-149. [Comentario a: Laland KN, Odling-Smee J., Feldman M.W. (2000). "Niche construction, biological evolution, and cultural change", *Behavioral and Brain Sciences*, 23:131-175.]

BROWN, H.; Kelly, A. H. (2014). "Material Proximities and Hotspots: Toward an Anthropology of Viral Hemorrhagic Fevers". *Medical Anthropology Quarterly*, 28 (2): 280-303.

BUJARIN, N. (1974). *Teoría del materialismo histórico. Ensayo popular de sociología marxista*. México: Siglo XXI.

EHRESMANN, A. C.; Vanbremeersch, J. P. (2007). *Memory Evolutive Systems: Hierarchy, Emergence, and Cognition*. Amsterdam: Elsevier.

GOLDBLATT, R. (2006). *Topoi. The Categorical Analysis of Logic*. Mineola, New York: Dover Publications.

GROSS, R.; Winiwarter, V. (2015). "Commodifying snow, taming the waters. Socio-ecological niche construction in an Alpine village". *Water History*, 7: 489-509.

HARNECKER, M. (1976). *Los conceptos elementales del materialismo histórico*. España: Siglo XXI.

HODDER, I. (2012). *Entangled: An Archaeology of the Relationships of Humans and Things*. Oxford: Wiley-Blackwell.

LALAND, K. N.; Boogert, N.J. (2010). "Niche construction, coevolution, and biodiversity". *Ecological Economics*, 69: 731-736.



Laland, K. N.; O'Brien, M. J. (2010). "Niche construction theory and archaeology". *Journal of Archaeological Method and Theory*, 17:303-322.

Laland, K. N.; Odling-Smee, J.; Feldman, M. W. (2000). "Niche construction, biological evolution and cultural change". *Behavioral and Brain Sciences*, 23: 131-175.

Lansing, J. S.; Fox, K. M. (2011). "Niche construction on Bali: the gods of the countryside". *Philosophical Transactions of the Royal Society, Section B*, 366: 927-934.

Lawvere, F. W.; Schanuel, S. H. (2002). *Matemáticas conceptuales: una primera introducción a categorías*. México: Siglo xxi.

LeCain, T. J. (2016). "How did cows construct the American cowboy?" en Ertsen, M. W.; Mauch, C.; Russell, E. (eds.). "Molding the Planet. Human Niche Construction at Work", *RCC Perspectives: Transformations in Environment and Society*, 5: 17-24.

Lefebvre, H. (1991). *The Production of Space*. Oxford: Blackwell.

Lipatov, M.; Brown, M. J.; Feldman, M. W. (2011). "The influence of social niche on cultural niche construction: modelling changes in belief about marriage forms". *Philosophical Transactions of the Royal Society. Series B*, 366: 901-917.

Marx, K. (1973). *Grundrisse. Foundations of the Critique of Political Economy*. London: Penguin Books.

McLarty, C. (1992). *Elementary Categories, Elementary Toposes*. Oxford: Oxford University Press.

Martin, R.; Sunley, P. (2015). "Towards a developmental turn in evolutionary economic geography?", *Regional Studies*, 49 (5): 712-732.

Mészáros, I. (2010). *Social Structure and Forms of Consciousness, Volume I: The Social Determination of Method*. New York: Monthly Review Press.

Nabhan, G. P. (2013). *Food, Genes, and Culture. Eating right for Your Origins*. Islandpress: Washington.

O'Brien, M. J.; Laland, K. N. (2012). "Genes, culture, and agriculture. An example of human niche construction". *Current Anthropology*, 53 (4): 434-470.

Odling-Smee, F.; Laland, K. N.; Feldman, M. W. (2003). *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton: Princeton University Press.

Saros, D. E. (2014). *Information Technology and Socialist Construction: The End of Capitalism and the Transition to Socialism*. London: Routledge.



Smith, B. D. (2009). “Resource resilience, human niche construction, and the long-term sustainability of pre-columbian subsistence economies in the Mississippi river valley corridor”, *Journal of Ethnobiology*, 29 (2): 167-183.

Van Andel, T. R. (2015). “African names for American plants”, *American Scientist*, 103 (4): 268-275.

Wilson, T. W.; Grim, C. E. (1991). “Biohistory of slavery and blood pressure differences in blacks today. A hypothesis.” *Hypertension*, 17[1] Suppl.I122: I122-I128.

Wollstonecroft, M. M. (2011). “Investigating the role of food processing in human evolution: a niche construction approach”. *Archaeological and Anthropological Science*, 3: 141-150.

Construcción de nicho y causalidad: algunas implicaciones en el estudio de la agrobiodiversidad desde la *praxis*

Lev Jardón Barbolla*

Resumen: A partir de su formalización como teoría de construcción de nicho (TCN) y la participación de esta en una posible síntesis extendida de la biología, los conceptos de dicha teoría han permeado hacia varios campos de la biología. Uno de los campos en los que más se escrito es la cuestión de los alcances y limitaciones de esta teoría para abordar los procesos de domesticación y formación de la agrobiodiversidad.

En los trabajos que dieron origen a la teoría de construcción de nicho (Levins, 1968; Levins y Lewontin, 1985; Lewontin, 2000) está presente una concepción de causalidad inspirada en el pensamiento dialéctico. Esta concepción de causalidad no siempre ha estado presente o bien lo ha estado de manera desigual en los trabajos teóricos de los principales proponentes de la teoría de construcción de nicho. Una gran parte de la discusión ha girado en torno al estudio de la relación del proceso de construcción de nicho con el de selección natural, dejándose de lado sus posibles efectos sobre otros procesos evolutivos, lo cual limita los alcances de esta teoría.

Sin embargo, al retomar la concepción original de construcción de nicho en la que organismo y ambiente vienen a ser juntos, se podrían delinear de mejor manera las avenidas de investigación y los métodos necesarios para llevarlas a cabo. Reconocer al organismo y al ambiente como recíprocamente determinados y con un nivel de igualdad ontológica, implica también reconocer la existencia de diferentes niveles de organización en los que sucede la evolución. En el caso del estudio de la agrobiodiversidad, esta concepción puede dialogar fructíferamente con los conceptos de actividad en general y actividad humana (Sánchez Vázquez, 2003). Lo interesante no sería la simple extensión de la teoría de construcción de nicho para el estudio del manejo agrícola, sino la consideración de las implicaciones que tienen determinados modos de producción para la relación metabólica que, con cambios históricos, la sociedad ha tenido con la naturaleza.

* Centro de investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades, UNAM.



1. La construcción de nicho como superación de la separación sujeto-objeto

La definición clásica de nicho ecológico es la de un espacio de *n* dimensiones que incluye las características necesarias *para* que una especie determinada pueda subsistir o bien el espacio de *n* dimensiones en las que existe una especie. Esta concepción, debida a Hutchinson (1957), se acuñó a mediados del siglo XX en el contexto de lo que en biología se ha llamado a veces el *eclipse de la historia* (Brooks y Mc Lellan, 1991), periodo en el que por una parte se adscribía a la selección natural el papel de proceso de optimización *sin límites* y en el que, siguiendo la tradición darwiniana, se adscribía un rol activo al ambiente y uno pasivo a las poblaciones de organismos, toda vez que éstas solo podían responder o no a las presiones ambientales, dependiendo de la variación fenotípica heredable presente en dichas poblaciones.

Apenas una década después, en un trabajo explícitamente ligado a la tradición de la *biología dialéctica*, el ecólogo evolutivo Richard Levins llamó la atención sobre el papel activo de las poblaciones y especies de organismos en la conformación de dicho nicho ecológico,[1] desplazándose hacia un concepto de nicho centrado en la idea de interacción: "podemos pensar al nicho de una población como la forma en que los miembros de esa población interactúan tanto con el medio biótico como abiótico. En otras palabras "nicho" se refiere a *donde viven los organismos y lo que hacen ahí*" (Losos, 2009: 1; las cursivas son mías). Esta noción de interacción como centro de los procesos biológicos había sido ya postulada por Haldane[2] (1949) y tuvo una influencia clara y explícita en la obra de Levins en torno a las interacciones ecológicas en sistemas multi-especies.

[1] "[. . .] varios factores del patrón ambiental y el sistema genético afectan la estructura espacial de una especie. Pero el patrón ambiental no es aquél del ambiente meteorológico en bruto. Hemos enfatizado que el patrón ambiental depende de la biología de la especie, que la heterogeneidad ambiental se mide en relación a la tolerancia a diversas condiciones por el genotipo individual, que es modificado por la selección de hábitat, que el tamaño del "grano" depende del tamaño del individuo, etc.". Levins, R. *Evolution in changing environments*. EUA, Princeton University Press, 1968. p. 87. Traducción LJB.

[2] Resulta significativo desde el punto de vista histórico, el hecho de que JBS Haldane había participado en 1944 en uno de los debates en torno al principio de exclusión competitiva. En esa reunión Haldane llamó la atención sobre el papel de la interacción de las especies con sus agentes infecciosos como un factor que podría alterar el resultado clásico esperado bajo el principio de exclusión competitiva —i.e. que cada especie defi-

Los rasgos centrales de esta concepción de nicho se pueden agrupar en dos grandes sentidos. En un primer nivel se hace evidente la defensa de un rol activo de los organismos en el proceso evolutivo, en el que no solamente son *objetos* de las presiones selectivas por parte del medio, sino que tienen una influencia en el curso de la evolución (Levins y Lewontin, 1985; Lewontin, 2001). De esta manera, el concepto de construcción de nicho busca desde su origen trascender uno de los aspectos del pan-seleccionismo, es decir, la concepción de que las características de los organismos son moldeadas de manera prácticamente inexorable por el medio ambiente resultando siempre en adaptaciones. Esto se expresó de manera más madura en la obra de Levins y Lewontin a partir de los años 1980, buscando superar la escisión organismo-ambiente propia del pensamiento evolutivo desde la teoría de Darwin (1859):

> En la teoría de Darwin, la variación entre los organismos resulta de procesos internos, lo que hoy se conoce como mutación y recombinación, los cuales no ocurren en respuesta a las demandas del ambiente. Las variantes son entonces puestas a prueba respecto a su aceptabilidad en un ambiente que ha venido a ser independientemente de esa variación [fenotípica] (…) El organismo y el ambiente interactúan entonces solo mediante el proceso de selección (Lewontin, 2000: 42-43; traducción LJB).

Al resaltar el papel activo de los organismos como integradores de las señales ambientales y al mismo tiempo como agentes activos de la modificación del medio, la noción de construcción de nicho esbozada en los diferentes trabajos de Levins y Lewontin rebate la perspectiva de organismos pasivos, capaces solamente de generar —o no— variación fenotípica heredable (a través de la herencia genética). Y al mismo tiempo supone, llevada a sus últimas consecuencias por Lewontin (2000) la superación positiva de la escisión organismo-ambiente planteada por Darwin.[3] Este último aspecto tiene que ver con un rasgo más general y quizá por ello, menos aparente a simple vista.

niese un nicho completamente diferente del de la otra— o por lo menos alterase de manera significativa la dinámica del proceso (Vandermeer, 2011).

[3] "La enajenación que hizo Darwin del afuera respecto al adentro, fue un paso absolutamente esencial en el desarrollo de la biología moderna. Sin él, seguiríamos revolcándonos en el fango de un holismo oscurantista que unía lo orgánico con lo inorgánico en todo imposible de analizar. Pero las condiciones que son necesarias



Este segundo nivel en el que no se suele reparar con mucha claridad es una consecuencia más profunda de la concepción original de construcción de nicho. Plantea una forma de causalidad diferente del predominante en el pensamiento reduccionista y que supone una relación lineal unidireccional entre las causas y sus efectos. Esta es la concepción dialéctica de interpenetración sujeto-objeto.

Sin embargo, en términos generales desde que se formalizó la teoría de construcción de nicho (TCN) como proceso evolutivo (Laland, 2000; Odling-Smee *et al.*, 2003), se ha perdido de vista este segundo nivel de implicación o bien se ha reducirlo a la interacción con el proceso de selección natural. Ello se debió, en parte, a los debates que se suscitaron en torno a la herencia ecológica como una vía de herencia no genética y al posible impacto de este mecanismo sobre los postulados centrales de la síntesis moderna de la biología evolutiva. Como trataré de abordar más adelante, al margen del origen de esta reducción del debate al tema de la herencia ecológica, esta forma de concebir la construcción no ha aprovechado de manera plena el origen —el andamiaje teórico si se quiere— desde el cual se elaboró el concepto de construcción de nicho: el pensamiento dialéctico y en particular la tradición marxista del pensamiento dialéctico.

2. La teoría de construcción de nicho: alcances y limitaciones

La definición que adoptaron los teóricos de la construcción de nicho hace referencia a solamente una forma de interacción ambiente-organismo para definir al nicho:

> We will treat the niche of any population as the sum all the natural selection pressures to which the population is exposed. This include both selection pressures that are likely to cause the occupant population to evolve further, as happens in directional selection, and selection pressures that are likely to stop it from evolving further, as in stabilizing selection (Odling-Smee *et al.*, 2004: 40).

para el progreso en una etapa de la historia, se convierten en barreras para un progreso adicional en otra etapa. Ha llegado el tiempo en el que un mayor progreso en nuestra comprensión de la naturaleza requiere que reconsideremos la relación entre el afuera y el adentro, entre el organismo y el ambiente" (Lewontin, 2000: 47; traducción LJB).

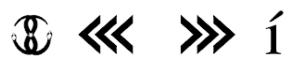




Si bien este tratamiento puede justificarse desde un punto de vista metodológico (i.e., la necesidad de comenzar con una definición simple de nicho que permita abstraer algunas propiedades básicas de su construcción) o histórico (i.e., la necesidad de poner en cuestión la independencia absoluta de las presiones de selección respecto a la acción del organismo), gran parte del debate posterior y de las derivaciones de la TCN se han centrado en la selección como única forma de *evolución*. Pero evolución no es lo mismo que la evolución por selección natural. Y el organismo no modifica solamente las presiones de selección que experimenta. Al modificar la cantidad y distribución de hábitat disponible —pensemos en el ejemplo clásico de los castores a través de la construcción de represas—, los organismos también modifican al menos: el tamaño efectivo que es posible que una población adquiera, la probabilidad de migrar de un hábitat a otro, la distribución y conectividad entre poblaciones. Es decir, incluso circunscribiéndonos a las fuerzas evolutivas planteadas en la propia síntesis moderna, es claro que la línea de retorno, del ambiente al organismo no puede restringirse a "la suma de las presiones de selección natural".

Si metodológicamente fue necesario reducir al nicho a esta suma, es preciso estar conscientes de este paso en aras de no elevar dicho reduccionismo a una posición ontológica o filosófica (en el sentido de Rose, 2001). El organismo participa en la construcción de su nicho en una relación que abarca, pero no se restringe a las presiones de selección natural. Pero las presiones selectivas han sido uno de los ejes del debate, en particular frente a las visiones más genocentristas, expresadas por ejemplo en las teorías gen-cultura (el caso más extremo sería aquél de Dawkins, pero véase por ejemplo Ehrlich, 2005) rebatidas desde la TCN de manera convincente (Odling-Smee *et al.*, 2003; Laland *et al.*, 2007, 2010), pero centrándose en el impacto que los organismos (los seres humanos en este caso) tienen sobre *una* de las formas de existencia del nicho, esto es, el nicho como fuente de presiones selectivas.

Una noción de construcción de nicho más apegada a la tradición dialéctica consideraría que en tanto que el ambiente y el organismo *vienen a ser juntos*, el ambiente como polo dialéctico de la contradicción organismo-ambiente, sería formado en cuanto que totalidad relevante para el organismo, esto es como ambiente selectivo, pero también como ambiente de conectividad entre poblaciones o bien como ambiente *de desarrollo* de los organismos. El concepto dialéctico de



interpenetración de opuestos plantea no sólo que ambas *cosas* se hallan interconectadas entre sí, sino que cada uno de los polos dialécticos de la oposición (en este caso *el* organismo y *el* ambiente) tienen como condición necesaria para existir la existencia del otro y se desarrollan (en tiempo y espacio, dimensiones tan centrales a la biología) como un *proceso* (De Gortari, 1979).[4]

Esta perspectiva dialéctica resulta aplicable para el estudio de las relaciones organismo-ambiente en sentido amplio. Tanto el desarrollo (ontigenia) como la interacción ecológico-evolutiva del organismo con el medio son concebidas como un proceso, superando positivamente la discusión sobre la causalidad lineal (el ambiente guiando la evolución del organismo a través de la selección natural de rutas de desarrollo fijas *vs* el organismo modificando sin límite las condiciones ambientales). Desarrollando en parte la perspectiva iniciada por Haldane (1946), Steven Rose resume así esta relación "al igual que los organismos, los ambientes evolucionan y antes que homeostáticos, son más bien homeodinámicos" (Rose, 2003, traducción LJB).[5]

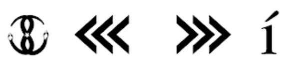
Entonces, la tarea de un programa de investigación que despliegue plenamente esta concepción dialéctica del mundo sería doble. Por una parte, la de definir aquellos aspectos del ambiente que son susceptibles de ser afectados en un momento determinado por los organismos y el efecto de estos cambios sobre los propios organismos *intrageneracionalmente*. En segundo lugar, y de manera

[4] "Ningún aspecto puede existir aislado, porque su contradictorio constituye la condición de su existencia. Por una parte, los elementos contradictorios se oponen entre sí y, por otro lado, se encuentran interconectados, interpenetrados, conjugados y en interdependencia". (De Gortari, 1979: 65).
De esto se deriva la necesidad metodológica expresada por Lefebvre (2004), para quien la lógica dialéctica "*Pretende aprehender el enlace, la unidad, el movimiento que engendra a los contradictorios, los opone, los hace chocar, los rompe o los supera*. (…). Dialécticamente pues, no existe una 'contradicción' en general, sino *contradicciones* que se dan en un contenido concreto, con un movimiento propio, en cuyas conexiones hay que penetrar (…) así como en sus diferencias y semejanzas" (Lefebvre, 2004: 276, cursivas incluidas en el original). Añadiría que el *movimiento* en el caso que nos ocupa, es la evolución misma e incluye una serie de relaciones organismo-ambiente que pasan, además de por los procesos micorevolutivos clásicos, por la relevante cuestión de los procesos epigenéticos y del desarrollo; desentrañar la manera en que la construcción de nicho puede interactuar con éstos otros procesos y la relevancia de esa interacción en cada caso, es parte de la tarea de investigación.
[5] Inmediatamente antes, Steven Rose lanza una advertencia que será relevante para la parte final de este capítulo: "La idea de un ambiente estable, afectados solamente por la intervención humana y tecnológica, es una falacia romántica" (Rose, 2003).

central para la problematización evolutiva, dicho programa de investigación buscaría comprender y delimitar qué aspectos de dicha construcción de nicho pueden tener un efecto relevante a nivel *intergeneracional*.

De estos dos ejes, el primero ha sido el menos explorado por la TCN y es quizá allí donde estriba la mayor limitación. Al discutir el papel de la cultura como modeladora del genoma humano Laland (2010) atisba una vía por la que este eje podría desarrollarse, al señalar que una posible consecuencia del proceso de construcción de nicho, y en este caso de la construcción de nicho humana es la de atenuar, disminuir la intensidad de las presiones selectivas. Laland (2010) utiliza algunas predicciones que se han hecho desde la TCN para explicar la posibilidad de que, por ejemplo, las especies que amortiguan esas presiones de selección podrían acumular más alelos que de otra manera resultarían deletéreos. Esto es cierto, pero las consecuencias del proceso de construcción de nicho no se circunscribirían al cambio en la conformación del proceso de selección natural. Como los proponentes de la TCN han señalado en una revisión más reciente (Scott-Phillips *et al.*, 2013), el objeto o categoría que la TCN busca explicar es la coevolución de los organismos y el ambiente, pero justamente por ello, resulta paradójico que principalmente se "enfatice cómo las presiones de selección son cambiadas por los organismos en formas no aleatorias o direcccionales" (Scott-Phillips *et al.*, 2013).

Pensemos, por ejemplo, en las consecuencias de las modificaciones sobre el nicho que efectúan poblaciones de plantas. Estas pueden modificar los niveles de insolación, las concentraciones de nutrientes en el suelo, la disponibilidad efectiva de agua, etc. Y cada una de estas características se puede traducir en un cambio en las condiciones selectivas que enfrentan estos organismos. Pero al modificar estos aspectos del ambiente, la construcción de nicho también modifica la capacidad de carga de ese ambiente, se atrae o se aleja a polinizadores y dispersores potenciales, se altera la dinámica metapoblacional y de flujo génico vía un sistema de piedras de paso, se alteran las condiciones en las que se desarrollará la ontogenia de las siguientes generaciones. Es decir, en este ejemplo la construcción de nicho tendría un impacto más amplio en la evolución del organismo; el organismo y su ambiente, *vienen a ser* juntos. Solo recientemente se ha comenzado a discutir el efecto de las modificaciones ambientales sobre los patrones de desarrollo de los organismos (ver p. ej. Laland *et al.* 2015; Piperno, 2017) y



a partir de ello la interacción entre la construcción de nicho y la plasticidad fenotípica como una forma de interacción ambiente-organismo.

3. De la mutua determinación organismo-ambiente a la actividad específicamente humana: mutua determinación sociedad-naturaleza

He tratado de esbozar mi punto de vista en el sentido de que la construcción de nicho es de hecho una relación de *mutua determinación* organismo-ambiente. En tanto que producto de la evolución biológica los seres humanos como especie biológica comparten —pues la heredan de sus ancestros comunes— con los demás organismos esta capacidad biológica básica de construir su nicho. En el sentido más general esta capacidad actuó como una *condición de posibilidad* para la existencia humana, pero, como hemos señalado en otros trabajos, aparece una discontinuidad en la forma particular en la que los seres humanos interactúan con el resto de la naturaleza, en la forma en que se establecen su relación metabólica con la misma (Jardón-Barbolla y Gutiérrez-Navarro, 2018). En tanto que uno de los campos en los que la construcción de nicho humana (CNH) ha sido utilizada más extensamente es en el estudio de la domesticación de plantas y animales y la producción agrícola en general (Smith, 2007; Zeder, 2009; Smith, 2011a, 2011b; Piperno, 2017) en esta sección me centraré en el eje de la agrobiodiversidad para explicar las tensiones y particularidades que parecen en su conformación.

Existe además una razón histórico-metodológica para realizar esta aproximación. La perspectiva dialéctica en biología se inspiró directamente en la obra de Carlos Marx,[6] en cuya teoría un aspecto central que ha sido revalorado en las últimas décadas es el análisis de la relación metabólica sociedad-naturaleza (Foster, 2000, 2013; Burket, 2014). Resulta curioso que a pesar de esta centralidad en el pensamiento marxista de la relación sociedad-naturaleza y como una relación de mutua determinación, la mayoría de los análisis que han tratado de dar cuenta de la producción agrícola y de la domesticación de plantas y animales como *construcción de nicho humana* hayan prescindido de la matriz teórica que originó,

[6] En el caso de Richard Levins él mismo señaló que fue la lectura de los *Grundrisse* lo que lo inspiró a escribir *Evolution in changing envirnoments*, donde se sentaron las bases para la teoría de construcción de nicho.



en última instancia, a la TCN. Y se ha prescindido a pesar de estar tratando el mismo problema.

Zeder (2009) ha señalado que es indispensable considerar la presencia de la intención humana (*telos*) para la comprensión del neolítico,[7] por nuestra parte precisaríamos que el efecto de esa intención humana en el manejo ambiental juega un papel central en el ambiente *relevante* desde el punto de vista evolutivo para las plantas domesticadas y semidomesticadas. Los agroecosistemas, producto de la interacción sociedad-naturaleza, son así ambientes en constante cambio, donde las condiciones de insolación, de humedad del suelo, de composición química del mismo, la presencia o ausencia de parásitos, etc., son modificados por la acción de los seres humanos. Esto es común a todos los organismos vivos, pero los seres humanos efectúan estas modificaciones como una forma peculiar de actividad, actividad humana, *praxis.*[8]

En resumen, los cambios biológicos que experimentan las plantas en el proceso de domesticación ocurren en el contexto de un conjunto más amplio de relaciones que conforman el manejo del agroecosistema que desde la biología ha sido considerado como construcción del nicho humano y estos dos niveles de interacción (aquél que se manifiesta en las poblaciones de organismos y aquél que se manifiesta en las comunidades agroecológicas) en realidad sólo pueden

[7] "Perhaps the most important reason why a selectivist approach is hopeless in trying to understand the Neolithic emergence is its explicit and absolute rejection of the role of human intent in the process. This element of intent, of human agency, is clearly central to this process, and the Neolithic cannot be understood without acknowledging its importance. Nowhere is the role of intent and directed human decision-making more important than in the domestication of plants and animals, the central focal characteristic of Neolithic society". Zeder M. «The Neolithic macro-(r)evolution: Macroevolutionary theory and the study of culture change». *Journal of Archaeological Research*, 17, 2009: 1-63.

[8] "La actividad propiamente humana sólo se da cuando los actos dirigidos a un objeto para transformarlo se inician con un resultado ideal, o fin, y terminan con un resultado o producto efectivos, reales. En este caso no sólo se hallan determinados causalmente por un estado anterior, que se ha dado efectivamente —determinación del presente por el pasado—, sino por algo que aún no tiene una existencia efectiva y que, sin embargo, determina y regula los diferentes actos antes de desembocar en el resultado real; o sea, la determinación no viene del pasado, sino del futuro". Sánchez Vázquez, A. *Filosofía de la praxis*. México: Siglo XXI, 2003, p. 264. La diferencia que postulo existe entre construcción de nicho en general y construcción de nicho humana, es análoga a la distinción efectuada por Sánchez Vázquez entre la actividad en general y la actividad específicamente humana. Esta distinción, como veremos más adelante, será clave para la mejor comprensión de la agrobiodiversidad.



existir a partir de su relación con un proceso cualitativamente diferente, aquél de la actividad humana propiamente dicha. Esta actividad humana, que en la forma de *trabajo* o de *praxis productiva* es el proceso fundamental por el que la humanidad "media, regula y controla su metabolismo con la naturaleza" (Marx, 1967) es la propiedad emergente fundamental en el agroecosistema, la cual regula la mutua determinación de diferentes niveles de interacción que existen dentro del sistema agrícola: las poblaciones individuales de plantas en proceso de domesticación, los agroecosistemas y la reproducción social de la vida humana. Ésta última aparece ejerciendo una especie de *fuerza motriz* nueva, no sólo por la existencia de un *telos* o intencionalidad que orienta las acciones, sino por el carácter social de dicho *telos*. Más aún esta estructura social, a diferencia de lo que ocurre en los demás *constructores de nicho* en la naturaleza es propensa a mutar, a transformarse, al margen o por fuera de los ciclos o tiempos biológicos.[9] Como veremos en el siguiente apartado, esta capacidad de transformación, comparativamente lábil respecto a los tiempos del cambio estrictamente biológico, tiene una serie de consecuencias para la conformación de los propios sistemas de manejo agrícola como unidades de cambio evolutivo y también como *ambientes relevantes* para la evolución de las plantas cultivadas (Jardón Barbolla, 2016; Jardón Barbolla y Benítez, 2016).

Las sociedades humanas median sus interacciones con el agroecosistema en general y con las plantas cultivadas en particular, a través del *trabajo*. Como hemos señalado, consustancial a la *praxis productiva* (Sánchez Vázquez, 2003) es su orientación a fines y, de manera central, desde muy temprano en la historia de *Homo sapiens* ssp. *sapiens* aparece otra peculiaridad que la distingue del resto de las relaciones metabólicas de los organismos con la naturaleza: la capacidad de producir un excedente, en el sentido de que es socialmente capaz de producir por encima de lo necesario para la mera subsistencia. Esta capacidad de producir por encima de la necesidad implica por supuesto un cambio cuantitativo tornado

[9] "En esto, el ser humano está privado del amparo que otorga al animal el seno omniabarcante de la legalidad natural. Los rasgos definitorios de su identidad no están inscritos en el principio general de su organicidad ni tienen por tanto una vigencia instintiva. Su identidad está en juego: no es un hecho dado, tiene que concretarse siempre nuevamente. Lo que ella fue en un ciclo reproductivo es un antecedente que condiciona pero no obliga a lo que habrá de ser ella en un ciclo posterior". Echeverría B. "Valor de uso, ontología y semiótica". En: Echeverría B. *Valor de uso y utopía*. México, Siglo XXI, p. 166.

en cambio cualitativo que lleva al joven Marx (1844) a plantear provocadoramente que de hecho la producción verdaderamente humana ocurriría *por fuera de la necesidad*.

La tentación de reducir el proceso de producción —material y cultural— en los seres humanos a *construcción de nicho humana* proviene quizás de la similitud superficial entre la actividad de los seres humanos y la de los demás organismos construyendo su nicho. Y ciertamente la base biológica de la *actividad específicamente humana* (*sensu* Sánchez Vázquez, 2003) es la misma, la construcción de nicho podría ser considerada como lo que Sánchez Vázquez llamaba "actividad en general".

> Pero mirada más de cerca, esa actividad[la humana, nota LJB] revela su diferencia. Las alteraciones que resultan de ella sugieren que se trata de una actividad que pone en juego algo más o de otro orden que la reproducción física del ser humano. Lo sorprendente en ella no es tanto el grado de "perfección de su forma" —que puede incluso ser mayor en las provocadas por otros animales— cuanto la inconstancia de la misma. El mismo objeto —el alimento sería un ejemplo, el placer sexual sería otro— que tiene una estructura similar lo mismo en la reproducción humana que en la de los demás animales tiende en el caso de éstos últimos a adoptar una figura única y definitiva, mientras que en el caso de los humanos tiende a adoptar una forma que no sólo conoce diferentes configuraciones sino que cambia además las configuraciones de cada una de ellas. (Echeverría B., 2001: 65-66).

Capaz de producir por encima de lo necesario para renovar o mantener un nivel determinado de producción, esto es, capaz de incrementar su capacidad productiva global, ya desde la época de los cazadores recolectores el ser animal gregario experimenta la selección natural sólo de una manera relativa. Una vez que aparece la producción humana como producción socialmente organizada, y de manera central una vez que las modificaciones al medio o construcción de nicho se van escalando, no se puede hablar *en abstracto* de límites o *necesidades* impuestas por las condiciones naturales sin más. Se trata más bien de *qué condiciones naturales cuentan como valores de uso y cuáles plantean límites a la producción de riqueza* (Burkett, 2014: 31). Así, la adaptación de las plantas al uso y consumo humanos no es solamente la de la búsqueda de variedades que *maximicen el beneficio* produciendo *más comida* (como ha entendido una parte



de la agronomía ligada ideológicamente y programáticamente al capitalismo). Se trata en realidad de una adaptación de estos seres biológicos a un determinado modo en que se estructura socialmente el colectivo que produce dicho beneficio, si éste se halla dividido en clases sociales, si la forma en que participa de la producción y el consumo es la misma o diferente en función de esas clases sociales, si la mediación es predominantemente mercantil o no y en su caso, si ésta es bajo una forma mercantil específicamente capitalista, etc.

En la producción agrícola, como en toda producción, los grupos humanos intervienen a través del trabajo sobre medios (instrumentos) y objetos de trabajo provistos directa o indirectamente (es decir, mediada por el trabajo) por la naturaleza, modificándola, dando lugar a una *nueva realidad que subsiste independientemente del sujeto o sujetos que la engendraron con su actividad subjetiva* (Sánchez Vázquez, 2003: 71), es decir, *construyen su nicho*, forman en esa interacción con la naturaleza al agroecosistema mediante el trabajo (Vandermeer, 2011). Debido a ello, las condiciones ambientales a las que se *adaptan* (en sentido evolutivo) las poblaciones de plantas cultivadas, ya no son solamente determinadas condiciones climáticas. El ambiente al que se adaptan —mediante selección artificial— las plantas cultivadas no es meramente el resultado del clima promedio en una determinada región, sino de cómo este es modificado por la acción del trabajo sobre la naturaleza. Esto ocurre a escala local como en el caso de las condiciones de insolación, acidez del suelo y humedad que se generan en un policultivo tipo milpa, o bien sucede a escala global como en el incremento de la temperatura media del mundo en los últimos años originado por el incremento en los gases de invernadero en la atmósfera; estas diferentes escalas en las que existen los agroecosistemas reflejan la verdad en la afirmación de Smith (2007) de que el ser humano aparecería como el *máximo constructor de nicho* y al mismo tiempo reflejan los alcances de la praxis productiva.

De este último punto desprende un hecho que afecta profundamente el proceso de domesticación y sus consecuencias biológicas. Si el agroecosistema como ambiente social-natural es un producto del trabajo como mediación *par excellence* de la interacción sociedad-naturaleza, el ambiente en el agroecosistema emerge con una escala temporal cuantitativa y cualitativamente diferente del ambiente como determinación biogeoquímica anterior a *H. sapiens*. El ambiente social-natural (a veces nombrado "nicho cultural"; O'Brien *et al.*, 2012; Piperno,

2017) en el que se desarrollan las plantas cultivadas, se estructura a una escala espacial que puede llegar a ser muy fina y contrastante con la del macroclima de una región (p. ej. la disponibilidad de agua en un traspatio de la península de Yucatán suele ser muy diferente de la disponibilidad de agua en el bosque tropical caducifolio circundante). Pero además las condiciones ambientales creadas en los agroecosistemas son transformadas a una velocidad alta comparada con la temporalidad biogeoquímica antecedente a *H. sapiens* y adicionalmente esta transformación ocurre en el marco de un proceso teleológico, el trabajo.

La estructura social crea *necesidades* que van más allá de la mera reproducción del ser humano en tanto ser biológico y que llevan a que la producción del nicho y en general la interacción metabólica con la naturaleza, orientada por el proceso de *praxis productiva* subordinen la reproducción de ese plano biológico a la reproducción social de la vida humana,[10] reproducción que, como ha señalado Bolívar Echeverría es a la vez re-creación, *poiesis*. Tratemos de abordar este proceso revistando el esquema de construcción de nicho (Figura 1) según el cual las poblaciones de seres humanos *construyen su propio nicho* a través de su actividad y a su vez el medio así modificado actúa sobre las poblaciones humanas cerrando el ciclo de relación metabólica sociedad-naturaleza.

El esquema de construcción de nicho humano permite representar el cambio transgeneracional en el medio ambiente debido a la acción de las poblaciones humanas (Figura 1). Pero hemos establecido que la peculiaridad de la relación metabólica, de intercambio de materia y energía que establecen las sociedades y la naturaleza estriba justamente en que el ser humano no se limita a la mera reproducción biológica y que aún ésta se hace en condiciones peculiares (pues la capacidad de producir un excedente modifica radicalmente la forma de interacción con el medio, al menos en lo referente a la *selección natural*). Una de las aportaciones más relevantes de Bolívar Echeverría fue la de la problematización de la existencia

[10] "El alimento del animal es perceptible para él como más o menos apto para llenar una determinada carencia del mismo; el alimento humano, en cambio, es perceptible no sólo como capaz de satisfacer un determinado tipo de hambre, sino también, y sobre todo, como más o menos sabroso y como diferentemente sabroso. El sabor o la forma gustativa del alimento humano no es una forma puramente natural sino una forma "social natural". Por ello es capaz de cambiar de configuración no sólo de una situación histórico-concreta a otra sino incluso de un episodio de producción/ disfrute a otro". Echeverría B. *Definición de la Cultura*. México: Facultad de Filosofía y Letras, UNAM-Itaca (2001), pp. 73-74.



de esta *segunda naturaleza* o plano en el que la reproducción biológica o del *estrato físico* del ser humano es subordinada a la reproducción de diferentes formas de socialidad. Tenemos entonces que la acción de los seres humanos sobre la naturaleza (metabolismo social-natural) se proyecta sobre dos planos paralelos: un plano de existencia del ser humano como ser biológico, que da sustento a otra forma o plano de reproducción, aquél de la reproducción como ser social (Figura 1).

La forma que toma la producción de valores de uso en la llamada "forma natural" de existencia de los productos del trabajo es en realidad una forma "social-natural", en la que se expresan dos campos de determinación: el de la naturaleza determinando qué elementos se hallan disponibles en un cierto momento y lugar, y el de una forma particular de organización de la vida social que determina la forma en que esa naturaleza es apropiada o incorporada al proceso reproductivo de la vida propiamente social. Así, el maíz o el chile pudieron ser domesticados inicialmente *sólo allí* donde se distribuían sus parientes silvestres y el trabajo humano tuvo que operar sobre la diversidad genética y fenotípica *realmente existente* en esas poblaciones para extraer de allí las formas específicamente adecuadas a su consumo[11] generando en el proceso diferentes identidades humanas, *culturas*. Por otra parte, una vez que fue posible la internacionalización de diferentes cultivos, diferentes matrices culturales los adoptaron de diferentes maneras. Así mientras el chile es escasamente incorporado a la cocina inglesa o alemana, se incorpora como ají o como pimiento morrón a la cocina española y se vuelve un condimento central de las cocinas china e india una vez que los galeones españoles y portugueses lo desembarcan desde el llamado Nuevo Mundo (Long-Solís, 1998) originando la diversificación secundaria del cultivo, como ocurrió en Italia y Cataluña con el jitomate, centros secundarios de diversidad para esta planta (en el sentido de Vavilov, 1926).

[11] Podemos rastrear esta mutua determinación entre la actividad humana y la naturaleza en el propio texto de Marx, al señalar: "Si se considera el proceso global desde el punto de vista de su resultado, *del producto*, tanto el *medio de trabajo* como *el objeto de trabajo* se pondrán de manifiesto como medios de producción, y el trabajo mismo como *trabajo productivo*".

Y en la nota al pie de este párrafo afirma: "Parece paradójico denominar *medio de producción* para la pesca, por ejemplo, al pez que aún no ha sido pescado. Pero hasta el presente no se ha inventado el arte de capturar peces en aguas donde no se encontraran previamente". Marx, (1867: 219).

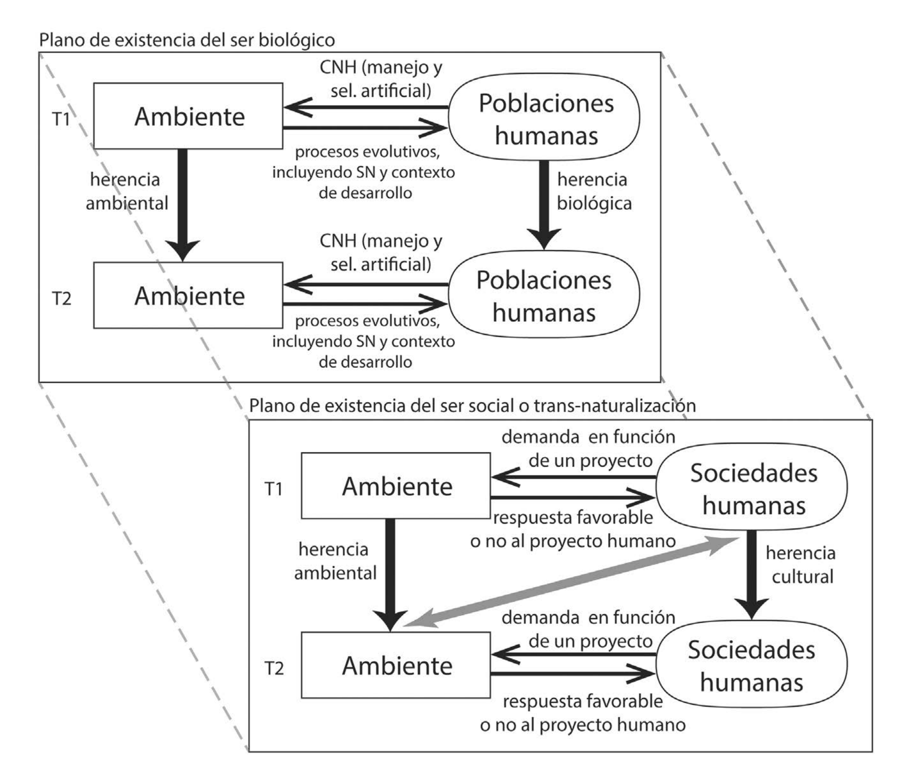


Figura 1. Interacción sociedad-naturaleza a través del proceso productivo. Se presentando dos planos paralelos. El plano del *ser biológico* en el que los seres humanos interactúan con su medio *construyendo el nicho humano* y se enfrentan a ese resultado de su relación metabólica de forma análoga a como lo hacen otros seres biológicos (como presiones de selección natural —SN— y otros procesos ecológico-evolutivos. En el plano de reproducción de la vida social parece una propiedad emergente: la *praxis* en la que los seres la acción humana sobre el medio se da en función de un proyecto, de una prefiguración de los resultados esperados de su actividad, esta *determinación del presente por el futuro* se representa con una flecha diagonal que conecta el tiempo 2 (T2) con el presente (T1). (Modificado de Jardón Barbolla y Gutiérrez Navaro, 2018).

Es decir, estos dos planos de reproducción de la vida humana se hallan acoplados, entrelazados, y necesariamente se relacionan entre sí. En este esquema, ambos planos transcurren en el tiempo. La acción de los seres humanos sobre el medio no es solamente construcción de nicho (actividad en general en el sentido

de Sánchez Vázquez, 2003) derivada de su condición de seres vivos (reproducción del estrato biológico de su existencia) sino que es al mismo tiempo acción sobre el medio *orientada a fines*. Es actividad que persigue no solamente la reproducción del ser individual como organismo biológico sino la de una cierta forma de ser social, con cierta organización para la producción que articula una determinada cocina, un determinado gusto o búsqueda de formas concretas de la agrobiodiversidad utilizada. La novedad estriba en que la presencia de acción orientada a fines, del *telos* o fin es una propiedad explícita y exclusiva del animal humano. Por ello el segundo plano, el de la reproducción de una existencia transnaturalizada o segunda naturaleza, subordina al primero: porque una propiedad emergente en este plano —la existencia de fines— orienta la actividad material del ser humano sobre la naturaleza en tanto que instrumento y medio de trabajo incorporado a la producción. De la suerte que corra esa acción orientada a fines, del tipo de *praxis* de que se trate (por ejemplo, reiterativa o creadora en el sentido de Sánchez Vázquez, 2003), dependerá en gran medida la dirección y sentido de las transformaciones del medio natural (y la valoración que se haga, por ejemplo, de la biodiversidad).

La existencia de esta propiedad emergente de las sociedades humanas es la que nos permite afirmar que aún en el contexto de la mutua determinación organismo-ambiente, el plano de la reproducción social de la vida ejerce una determinación adicional, diferente, sobre el plano de reproducción del ser biológico. Y ello implica que las fuerzas motrices y procesos involucrados en la construcción del agroecosistema entendido como nicho humano sean cuantitativa y cualitativamente diferentes de otros procesos de metabolismo organismo-ambiente.

4. La agrobiodiversidad y dos formas de historicidad entrelazadas

Los agroecosistemas, al menos definidos en una escala local o regional, lejos de ser monolitos, son espacios constantemente cambiantes a lo largo de la historia de los seres humanos, donde se articulan elementos relativamente estables a lo largo de siglos (como la presencia de estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo en un traspatio en Yucatán), como elementos altamente lábiles (como la amplia incorporación de los cítricos a partir del siglo XVII). Este ambiente como condición

cambiante es determinado por las prácticas agrícolas que se realizan en cada momento de la historia humana (cuyo horizonte temporal es francamente vertiginoso cuando se le compara con la escala de tiempo en que la evolución propiamente biológica suele ocurrir). Y esa posibilidad de cambio, intrínsecamente asociada a la condición *política* del ser humano, implica la puesta en juego de la identidad de las sociedades humanas y tiene un correlato sumamente relevante en la velocidad del cambio ambiental experimentado por las poblaciones de plantas cultivadas.

La evolución de las poblaciones de plantas domesticadas sería un caso particularmente intenso de evolución en ambientes cambiantes (*sensu* Levins, 1968). Esto tiene implicaciones para el proceso evolutivo mediado por selección natural y artificial, pues por ejemplo, la evaluación que hacen cada año los campesinos de los resultados de la cosecha del año anterior —ponderada por el conocimiento tradicional sobre el ciclo agrícola— y que llevan a la realización de cambios a veces pequeños, a veces mayores en la composición y régimen de manejo del agroecosistema, aunada a la heterogeneidad ambiental "basal" dada por ejemplo por topografías accidentadas o por la presencia de elementos de vegetación natural (mutua determinación sociedad-naturaleza), ocasionan que el ambiente *realmente existente* para las poblaciones de plantas cultivadas tenga oscilaciones que pueden ser más abruptas que las de un ecosistema natural. Los criterios de sección artificial, lejos de ser simple y llanamente milenarios, van cambiando, conforme cambian las necesidades de ciertos cultivos para ciertas épocas, fiestas o conforme su participación como mercancías en el intercambio a diferentes escalas que van cambiando en el tiempo.

Entonces el agroecosistema como *nicho construido* introduciría una dimensión diferente al cambio biológico, evolutivo de las poblaciones de plantas domesticadas, otro tiempo y modo. La historia relevante no es ya solamente la historia del macroclima y de los ciclos biogeoquímicos (pues incluso estos son modificados —hoy en día rotos negativamente—, por la actividad humana), ni siquiera es solamente la historia de una humanidad *adaptándose* pasivamente a ese escenario inmutable en aras de poder producir suficiente comida. La historia relevante es la historia del metabolismo sociedad-naturaleza y la agrobiodiversidad sería una manifestación, una proyección sobre un plano, de una serie de procesos activos y cambiantes que hacen posible o no que esa agrobiodiversidad



esté viniendo a ser constantemente. El ambiente evolutivamente importante (incluso en términos de las frecuencias alélicas presentes en una población de un cultivo) es el *ambiente históricamente construido* por las sociedades humanas y su historia, además de ocurrir en otra escala temporal refleja, al menos parcialmente, la historia del proceso mediador entre la humanidad y la naturaleza: el trabajo o *praxis* productiva.

Así, la agrobiodiversidad tendría que ser vista como una manifestación de procesos y las preguntas que sobre ella se hagan tendrán que ser, necesariamente preguntas acerca de los procesos, pues cobra aún más validez la aguda aseveración de J.B.S. Haldane, en el sentido de que *la naturaleza se encuentra en estado de permanente flujo —de hecho consiste de procesos, no de cosas* (Haldane, 1949). Tomar en cuenta la historicidad —en el sentido humano— del ambiente en el contexto de los agroecosistemas, permite, hacer predicciones y generar hipótesis en términos de la biología evolutiva de las especies cultivadas y de la composición de la comunidad vegetal agrícola, pero sobre todo, plantear preguntas. Estas preguntas tendrían que ver con desentrañar cómo es que en el contexto de esa aparente maleabilidad del ambiente experimentado por las plantas cultivadas, se conservan patrones a lo largo de siglos, tales que aún hoy, es posible ubicar que la diversidad agrobiológica no se distribuye homogéneamente por el globo; es posible que parte de la respuesta se encuentre en la naturaleza del trabajo desplegado por diferentes sujetos (campesinos, granjeros, jornaleros, etc.) y de la naturaleza de la propiedad sobre los medios de producción y sobre el resultado del trabajo (pequeña propiedad, propiedad comunal, latifundio, oligopolios agroalimentarios, etc.).

Existen tres propiedades emergentes respecto a la construcción de nicho en general. 1) La ya ampliamente tratada presencia del *telos* variable y subyacente a la actividad humana. 2) Por otra parte las modificaciones ambientales tienen un efecto sobre la constitución de las sociedades humanas antes de que exista un recambio generacional, porque la revisión o puesta en cuestión del resultado de la actividad práctica ocurre continuamente y porque el proceso de producción crea al mismo tiempo las condiciones del consumo (Marx, 1857-1859) esto es, la reproducción social, económica y cultural ocurre intra-generacionalmente, de forma continua, lo cual modifica a su vez la tasa de cambio del nicho construido. 3) La agrobiodiversidad presente a diferentes niveles (genético, fenotípico, de la

comunidad vegetal) en sistemas agrícolas campesinos no es comúnmente el resultado de las condiciones de equilibrio, sino un momento permanente de *transición* o bien de perpetuación de condiciones de no equilibrio orientado por la actividad humana.

La diferencia entre el ecosistema en general y el agroecosistema, entre la biodiversidad en abstracto y la agrobiodiversidad, estriba en la presencia de un nuevo elemento de interacción, el ser humano, cuya condición de sujeto de la evolución va acompañada por la condición de ser sujeto de la historia. Por ello la comprensión de los orígenes y procesos que mantienen la agrobiodiversidad no podrá sustentarse en el futuro en una sola disciplina, como la biología o la historia aislada, pues la agrobiodiversidad *ha venido a ser* junto con la historia de la humanidad. La construcción de los agroecosistemas (sean éstos policultivos o bien campos de agricultura industrial) se halla guiada por las necesidades socialmente construidas, tal que se hace necesario comprender al agroecosistema como totalidad concreta, como *síntesis de múltiples determinaciones, por lo tanto, unidad de lo diverso* (Marx, 1857-1858: 21).

5. Hacia una dialéctica de la formación de la agrobiodiversidad

Al estudiarse la agrobiodiversidad desde la biología, se reconoce un componente propositivo y el componente accidental de la diversificación de las plantas y animales domésticos ocasionada por los seres humanos. Así, en el estudio de la selección artificial, se suele distinguir entre la selección consciente e inconsciente (Darwin, 1859, 1868; Zohary, 2004; Millá *et al.*, 2015) a partir del grado de sistematicidad con que ésta es efectuada. En paralelo, y en el contexto de la destrucción contemporánea de gran parte de la agrobiodiversidad por la expansión del modelo agroindustrial asociado al capitalismo, el análisis del agroecosistema ha recurrido a la distinción entre *diversidad planeada* y *diversidad asociada* (Perfecto *et al.*, 2009; Zimmer, 2010), donde la primera sería buscada activamente a través de las prácticas agrícolas y la segunda correspondería a biodiversidad "silvestre" o manejada más laxamente y que arriba al agroecosistema *espontáneamente*. En paralelo, existe un debate acerca del papel que desempeñan las unidades de producción de pequeña escala y los agroecosistemas manejados con prácticas



tradicionales *vs* los campos de cultivo con orientación comercial de gran escala en la conservación de la biodiversidad en general y de la agrobiodiversidad en particular. Este debate está lejos de ser un debate solamente teórico y tiene que ver con la tendencia secular del capitalismo a establecer una guerra en contra de las *economías naturales* mediante el despojo sostenido.[12] Para Perfecto y colaboradores (2009), el proceso de intensificación agrícola asociado al capitalismo puede resumirse en la transición de agroecosistemas con una elevada diversidad planeada a agroecosistemas con una baja diversidad planeada (monocultivos de altos insumos y grandes extensiones. en su forma más extrema).

La propuesta de análisis que he tratado de esbozar en este ensayo intenta superar positivamente esta dicotomía entre diversidad planeada y diversidad asociada. En realidad, ambos tipos de diversidad son consecuencia de la relación metabólica sociedad-naturaleza y son en ese sentido, un resultado de la *praxis* como actividad orientada a fines (Sánchez Vázquez, 2003). Esto permite abordar el problema contemporáneo de la erosión genética y de la pérdida de diversidad agrobiológica en general desde otra óptica. La cuestión sería entonces preguntarse en primera instancia ¿qué fines orientan la modificación del ambiente en un sentido u otro? ¿Cuál es el papel de la producción de valores de uso en cada caso? ¿Cómo se transforma el proceso semiótico asociado a la producción en uno u otro tipo de agroecosistema? ¿En qué escala espacial es relevante un determinado tipo de *praxis*?, etc.

Esto tiene consecuencias para la concepción de la agroecología, al menos si ésta es entendida como una ciencia comprometida con la transformación emancipatoria del mundo en que vivimos. En el terreno práctico, todo análisis sobre los patrones de agrobiodiversidad y mayormente aquellos que versen sobre su origen y mantenimiento, tendrían que partir de la consideración de la historicidad, orientada por la praxis productiva, del ambiente que se está estudiando. Pero

[12] "La acumulación, con su espasmódica expansión, no puede esperar más y conformarse con una desintegración natural de las formaciones no-capitalistas y su transición hacia una economía mercantil, del mismo modo en que no puede esperar y conformarse con el incremento natural de la población trabajadora. La fuerza es la única solución abierta al capital; la acumulación de capital, vista como proceso histórico, emplea la fuerza como un arma permanente, no solo en su génesis, sino siguiendo más adelante hasta nuestros días". Luxemburg, R. *The accumulation of capital.* Londres y Nueva York: Routledge Classics, 2003 [1913]. p. 351. Traducción LJB.

en segundo lugar, la tarea de una ciencia comprometida con la transformación emancipatoria de la sociedad tendría que ser la de abonar, en el contexto de una praxis creadora, al momento cognoscitivo respecto a ambos tipos de diversidad (planeada y asociada), y hacerlo de forma tal que se pueda articular con otros sujetos cognoscentes (como el conocimiento empírico y tradicional de pueblos y comunidades indígenas). Esto implica tomar conciencia de que la pérdida contemporánea de agrobiodiversidad ocurre en un contexto en el que el capitalismo genera una fractura, *un abismo irremediable en la trabazón en el metabolismo social impuesto por las leyes naturales de la vida a consecuencia del cual la fuerza de trabajo se dilapida* (Marx, 1894: 752) y requerirá nombrar claramente al propio capitalismo como el origen de la destrucción de ciertas formas de diversidad planeada —aquéllas articuladas en torno al valor de uso—. Esto a su vez permite superar positivamente la contradicción o el debate sobre qué prácticas agroecosistémicas conservan mejor la biodiversidad *en abstracto* y replantear esa contradicción bajo la pregunta ¿qué diversidad (planeada y asociada) se mantiene en el contexto de qué *praxis* y orientada por qué fines?

Frente a la falsedad de la existencia de un mundo natural *en equilibrio* la biología dialéctica (Lewontin, 2000; Rose, 2003) ha sustentado científicamente la existencia de un mundo en constante cambio y construcción por los propios seres vivos, lo cual permite relanzar el reto específicamente político de una concepción de la agrobiodiversidad como la que aquí he planteado. Esta agrobiodiversidad no existe como algo externo a la actividad humana, esperando a ser salvada por unos tecnócratas buenos, ya sea como un conjunto de esencias congelables en la forma de semillas esperando a ser requeridas por el proceso de valorización (p. ej. en la Bóveda Global de Semillas de Svalvard) o como paisajes bucólicos *en equilibrio* a los que se aspiraría a retornar. En lugar de eso lo que existe es una relación en permanente cambio entre la sociedad y la naturaleza que se ha caracterizado transhistóricamente por modificar los patrones de biodiversidad agrícola en función de una capacidad política intrínseca a las propias sociedades. Lo que ha ocurrido en los últimos siglos ha sido una toma por asalto permanente de cada espacio de la vida por la acumulación de capital, destruyendo o reduciendo progresivamente la capacidad de decidir sobre territorio, semillas y formas de consumo. Si esto es así, no hay lugar para una defensa de un monolito que no existe. Lo que existe es un reto, aquél que nos devolvería a la

pertinencia de la 11º tesis sobre Feuerbach, el reto de decidir, en colectivo, de qué manera queremos modificar esa relación sociedad-naturaleza, en función de qué *fines*, sabiendo que al hacerlo, los patrones de biodiversidad cambiarán y se abrirá un mundo de nuevas contradicciones,[13] con la diferencia de que la humanidad, y no el mercado, será el sujeto de la historia. El papel de la agroecología comprometida con la transformación emancipatoria de la sociedad (y no con *la sociedad* en abstracto) en este proceso debería ser el de formar parte de una *praxis* donde el sujeto del momento cognoscitivo de la misma no podrá ser ya solamente el científico social o natural, sino un sujeto colectivo que desborde a la academia. Por nuestra parte habrá que aprender a escuchar.

Referencias

Burkett, P. (2014). *Marx and nature: a red and green perspective*. Chicago, EUA: Haymarket books. 318 pp.

Brooks, D.R. y McLellan, D. (1991). *Phylogeny Ecology and behavior: a research program in comparative biology*. EUA: University of Chicago Press, 1991. 441 pp.

Darwin, C. [1859]. *The Origin of Species.* Cambridge, MA: Harvard University Press (2004).

Darwin, C. [1868]. *The variation of animals and plants under domestication*. EUA, Forgotten books: Classic reprints (2012). 500 pp.

Dawkins, R. [1989]. *The selfish gene*. Nueva York, EUA: Oxford University Press (2006). 360 pp.

Echeverría, B. (1998). *Valor de uso y utopía*. México: Siglo XXI. 197 pp.

[13] "(…)el concepto de "forma natural" del discurso de Marx en *El capital* no hace referencia a un modo paradisiaco de existencia del ser humano, del que éste hubiese sido expulsado por su caída en el pecado original de la vida mercantil y capitalista. La forma social natural de la existencia humana que el comunista Marx quiere liberar de su sujeción a la "tiranía del capital" es por sí misma conflictiva, desgarrada; tanto la felicidad como la desdicha son posibles en ella. Su liberación no sería el acceso a un mundo angelical, sino la entrada en una historia en la que el ser humano viviría él mismo su propio drama y no, como ahora, un drama ajeno que lo sacrifica día a día y lo encamina, sin que él pueda intervenir para nada, a la destrucción" (Echeverría, 1998: 196).

ECHEVERRÍA, B. (2001). *Definición de la Cultura*. México: Facultad de Filosofía y Letras, UNAM-Itaca. 275 pp.

EHRLICH, P. R. (2004). *Naturalezas humanas: genes, culturas y la perspectiva humana*. México: Fondo de Cultura Económica. 782 pp.

FOSTER, J.B. (2000). *Marx's ecology: materialism and nature*. New York, EUA: Monthly Review Press. 310 pp.

FOSTER, J.B. (2013). Marx and the Rift in the Universal Metabolism of Nature. *Monthly Review*, 65. doi: http://monthlyreview.org/2013/12/01/marx-rift-universal-metabolism-nature/

HALDANE, J.B.S. (1946). The interaction between nature and nurture. *Genetics*, 13: 197-205.

HALDANE, J.B.S. (1949). Why I am a materialist? En: Haldane, J.B.S. (editado por Dronamraju K.). *What I require from life*. EUA-Inglaterra: Oxford University Press, pp. 8-17.

HUTCHINSON, G.E. (1957). *Concluding remarks. Cold Spring Harb Symp Quant Biol*. 1957 22: 415-427.

JARDÓN BARBOLLA, L. (2016). Más allá del pensamiento tipológico y la cosificación: las variedades locales de cultivos como proceso bio-social. *Interdisciplina*, 4 (9): 29-49.

JARDÓN BARBOLLA, L. y Benítez Keinrad, M. (2016). La comunidad agroecológica como unidad ecológica, de domesticación y de conservación. En: *Naturaleza, Ciencia y Sociedad: 40 años en la Facultad de Ciencias.* Editores: F. Guerrero-McManus, E. Vizcaya-Xilotl y O. Valadez Blanco. México: UNAM-Centro de Estucios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano, pp. 105-122.

JARDÓN BARBOLLA, L. y Gutiérrez Navarro, A. (2018). Continuidad y discontinuidad en la construcción de nicho: hacia una lectura política del proceso de domesticación. *Revista Metatheoria.* (Argentina), 8 (2): 125-134.

LALAND, K.N.; Odling-Smee. J. y Feldman, M.W. (2000). Niche Construction, Biological Evolution, and Cultural Change. *Behavioral and Brain Sciences*, 23: 131-175.

LALAND, K.N.; Kendall, J.R. y Brown, G.R. (2007). The niche construction perspective: implications for evolution and human behavior. *Journal of Evolutionary Psychology*, 5: 51-66.



LALAND, K.N.; Odling-Smee, J. y Myles, S. (2010). How culture shaped the human genome: bringing genetics and the human sciences together. *Nature reviews genetics* 11: 137-148.

LALAND K.N.; Uller, T.; Feldman, M.W.; Sterenly, K.; Muller, G.B.; Moczek, A.; Jablonka, E. y Odling Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B*, 282: 1-13.

LEVINS, R. (1968). *Evolution in changing environments.* Princeton, Nueva Jersey: Princeton University Press.

LEVINS, R. y Lewontin, R. (1985). The organism as the subject and object of evolution. En: Levins, R. y Lewontin, R. *The dialectical biologist*. Massachussets, EUA, Harvard University Press, 1985, pp. 85-106.

LEWONTIN, R. (2000). *The triple helix: gene, organism and environment*. Massachussets, EUA, Harvard university Press.

LONG-SOLÍS, J. (1998). *Capsicum y cultura: la historia del chilli.* México: Fondo de Cultura Económica. 200 pp.

LOSOS, J. (2006). Autecology En: Levin, S.A. (ed). *The Princeton guide to ecology*. New Jersey, EUA y Oxfordshire, Reino Unido, 2006, pp. 1-152.

LUXEMBURG, R. [1913]. *The accumulation of capital.* Londres y Nueva York: Routledge Classics, 2003.

MARX, C. [1844]. *Manuscritos económico-filosóficos de 1844*. México: Juan Grijalbo Editor, (1968). 160 pp.

MARX, C. [1857-1858]. *Elementos fundamentales para la crítica de la economía política (Grundrisse)*. Vol 1. Siglo XXI, México (2001). 500 pp.

MARX, C. [1867]. *El Capital, crítica de la economía política*, tomo I, vol. 1: El proceso de acumulación de capital. México: Siglo XXI Editores, 2005. 381 pp.

MARX, C. [1894]. *El Capital, crítica de la economía política,* tomo III. México: Fondo de Cultura Económica (2001). 953 pp.

MILLÁ, R.; Osborne, C.P.; Turcotte, M.M. y Violle, C. (2015). Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology and Evolution*, 30, 2015: 463-469.

O'BRIEN, M.J.; Laland, K.N. (2012). Genes, culture, and agriculture: An example of human niche construction. *Current Anthropology*, 53: 434-470.



ODLING-SMEE, J.; Laland, K. y Feldman, M. (2003). *Niche Construction: the neglected process in evolution.* Princeton, Nueva Jersey: Princeton University Press.

PERFECTO, I.; Vandermeer, J. y Wright, A. (2009). *Nature's matrix: linking agriculture, conservation and food sovereignity*. Reino Unido: Earthscan. 242 pp.

PIPERNO, D. (2017). Assessing elements of an extended evolutionary synthesis for plant domestication and agricultural origin research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114: 6429-6437.

ROSE, S. (2003). *Lifelines: life beyond the gene*. Inglaterra: Oxford University Press. 352 pp.

SÁNCHEZ VÁZQUEZ, A. (2003). *Filosofía de la praxis*. México: Siglo XXI. 532 pp.

SMITH, B.D. (2007). Niche construction and the behavioral context of plant and animal domestication. *Evolutionary Anthropology*, 16: 189-199.

SMITH, B.D. (2011). A Cultural Niche Construction Theory of Initial Domestication. *Biological Theory*, 6: 260-271.

SMITH, B.D. (2011). General patterns of niche construction and the management of "wild" plant and animal resources by small-scale pre-industrial societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366: 836-848.

VAVILOV, N. (1926). «Centers of origin of cultivated plants». En: Vavilov, Nicolai. *Origin and Geography of Cultivated Plants*. Translated from Russian by Doris Love. Great Britain: Cambridge University Press (2009). pp. 22-135.

VANDERMEER, J. (2011). *The ecology of agroecosystems*. EUA: Jones and Bartlett Publishers. 386 pp.

ZIMMER, K.S. (2010). Biological Diversity in Agriculture and Global Change. *Annual Review of Environment and Resources*, 35: 137-166.

ZEDER, M. (2009). The Neolithic macro-(r)evolution: Macroevolutionary theory and the study of culture change. *Journal of Archaeological Research*, 17: 1-63.

ZOHARY, D. (2004). Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Economic Botany* 58: 5-10.



PARTE II

Formas de (no) trascender la dicotomía Naturaleza-Cultura: Del aplanamiento ontológico a la despolitización de lo social

Siobhan F. Guerrero Mc Manus*

Resumen: La teoría de construcción de nicho (tcn) desarrollada por Kevin Laland y colaboradores podría considerarse como parte de un giro post-dualista que caracteriza a múltiples desarrollos teóricos y filosóficos al interior de la biología y las filosofías de la biología y la naturaleza. En este sentido, comparte un aire antidicotómico con posturas como la teoría de los sistemas en desarrollo (dst), la Epigenética Extendida, la EvoDevo, la EcoEvoDevo y la Evolución en 4 Dimensiones (e4d) pero también con propuestas que, más que articular una nueva epistemología para la biología o una nueva arquitectura para la teoría evolutiva, lo que buscan es justamente reflexionar a nivel metafísico-ontológico acerca de diversas nociones de naturaleza —humana y no humana—; ejemplos de esto último lo encontramos en los proyectos ecomarxistas o en las apuestas teóricas de autores como Bruno Latour o Donna Haraway. Este giro post-dualista implica, entre otras cosas, una reacción en contra de un conjunto de dicotomías o dualismos que suelen asociarse a la oposición entre lo natural y lo social; por ejemplo, al poner en entredicho la separación tajante a nivel metodológico entre lo que suele considerarse la explicación causal en oposición a la comprensión interpretativa y a la cual le subyace cierta visión excepcionalista de lo humano. Dicha reacción ha dado lugar a una suerte de consenso antidicotómico que rechaza la oposición entre Naturaleza *vs* Cultura mientras avanza una apuesta de integración que, sin embargo, se aterriza de maneras muy diversas dependiendo justamente de cómo es que se comprende la dicotomía misma. En el presente texto lo que se busca es justamente explorar tres aspectos de lo ya dicho. Primero, las posibles coincidencias que permitirían hablar de una nueva biología post-dualista. Segundo, las diferencias que, sin embargo, existen entre estas varias posiciones y que emanan de las diversas formas de comprender a la ya mencionada dicotomía. Y, tercero y último, explorar posibles limitaciones de este nuevo consenso antidicotómico; limitaciones que, en cualquier caso, pueden tener fuertes consecuencias biopolíticas.
Palabras Clave: Dicotomía naturaleza-cultura, construcción de nicho, dualismos, explicación en biología, ontología rugosa.

* Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades-unam.



En trabajos anteriores he sugerido que nos encontramos ante un nuevo momento en biología al cual pudiéramos calificar de post-dualista o, incluso, de post-moderno (Guerrero, 2013, 2015). En ocasiones, mi actitud ante esta nueva biología ha sido de franca celebración al considerar que nos brinda oportunidades de integración entre ciencias biológicas, sociales y humanas que permitirían una comprensión más acabada del ser humano, la naturaleza y las diversas relaciones entre el primero y la segunda; nos permitiría, asimismo, elaborar una ontología tanto de lo humano como de la naturaleza en la cual ni uno ni otra remiten a entidades homogéneas sino que existen instanciados en numerosos avatares co-construidos en función de sus historias y contextos locales.

En este texto quisiera tomar distancia de mi propio entusiasmo —y el de otros— y analizar con más cuidado mi propia aseveración de que estamos ante una biología post-dualista que, por un lado, sería *explicativa* y *ontológicamente* más exitosa al haber superado los viejos antagonismos con las ciencias sociales y humanas mientras que, por otro lado, estaría exenta de las igualmente añejas preocupaciones *políticas* que acompañaban a los apelativos de reduccionista con los cuales se llegó a calificar a cierta biología.

Ahora bien, esta reflexión sería pertinente dentro de una colección de textos dedicada a la teoría de construcción de nicho (TCN) precisamente porque dicha teoría formaría parte de esta nueva biología y compartiría con otros desarrollos este optimismo característico de aquellas autoras y autores que creen que la nueva biología, al entrar en un diálogo con las ciencias sociales y humanas, solo puede conducir a mejoras en nuestra comprensión sin que ello entrañe grandes riesgos políticos. Es más, para algunas y algunos participantes de esta nueva biología este diálogo lograría articular un nuevo tipo de *materialismo* que, por un lado, alejaría a las ciencias sociales y humanas del *textualismo* y del riesgo de sostener una suerte de *creacionismo cultural* (véase, p. ej., Morton, 2010) mientras que, por otro lado, haría ver que la biología no sólo no es destino ni esencia sino que es altamente maleable —aunque, al poseer una suerte de *memoria material* (p. ej. la herencia Lamarckiana de ciertas marcas epigenéticas) también haría ver cómo las dinámicas sociales no sólo se encarnan, no sólo se materializan sino que se molecularizan y que, por ende, su maleabilidad estaría siempre en tensión con cierta inercia (Jablonka y Lamb, 2014).

Para decirlo con otras palabras, así como en la época del propio Positivismo Lógico figuras como Neurath *et al.* (2002) veían su proyecto de *unificación* como excediendo el ámbito de lo estrictamente epistemológico pues veían las implicaciones pedagógicas, educativas y políticas de la unidad de la ciencia —bajo cierto *humanismo universalista*, sin duda—, parecería que ahora, en biología, se han desarrollado diversas revisiones o extensiones de la síntesis moderna (SM) o de subdisciplinas biológicas cuyo desarrollo se dio a la par de la SM como la propia ecología científica y que tienen igualmente un proyecto que se juega tanto dentro como fuera del ámbito estrictamente epistemológico.

A muy grandes rasgos podríamos dividir estos nuevos enfoques en dos bloques. Por un lado, un enfoque E1 que consiste en revisiones o extensiones centradas en la teoría evolutiva y que buscan tanto redefinir el dominio de la biología, el tipo de explicaciones que éste admite y las clases de causalidad pertinentes para su comprensión.[1] Por otro lado, tendríamos un enfoque E2 compuesto por proyectos dedicados sobre todo a repensar la relación ser humano naturaleza bajo una mirada mucho más ecológica y centrada en comprender la co-construcción entre uno y otra; centrada igualmente en cuestionar el *excepcionalismo humano,* es decir, la tesis de que somos cualitativamente diferentes que el resto de la naturaleza y, por ende, cognoscibles por medio de estrategias radicalmente diferentes a las que aplicamos sobre ésta.[2]

Ambos tipos de enfoques pretenden no únicamente revolucionar la epistemología y ontología que le subyace a la biología sino que explícita o implícitamente abogan por una visión *ontopolítica* —en el sentido de Mol (1999)— que quizás haría pensable no solo un conocimiento sino, quizás, una civilización más sostenible en términos ambientales, menos antropocéntrica, más bio-, fito- y zoocéntrica, más multicultural —o, siguiendo a Viveiros de Castro (de Castro

[1] Pienso aquí en la teoría de los sistemas en desarrollo (DST) (Oyama, 1985; Oyama *et al.*, 2003), la Evolución en 4 Dimensiones/Epigenética Extendida (E4D) (Jablonka y Lamb, 2014), la propia teoría de construcción de nicho (TCN) (Odling-Smee *et al.*, 2003), la Ecología Evolutiva del Desarrollo (EcoEvoDevo) (Gilbert *et al.*, 2015) y la propia síntesis extendida (SE) (Pigliucci y Müller, 2010); incluiría asimismo los trabajos de Levins y Lewontin (1985).

[2] Pienso aquí en los trabajos de Donna Haraway (2015), Anna Tsing (2015), Bruno Latour (2009), Edoardo Viveiros de Castro (de Castro y Lévi-Strauss, 2004), Tim Ingold (2011), Paul Crutzen (2006), el ecomarxismo (Burkett, 1999; Foster, 2000), la fito-ontología (Marder, 2013) y la biología dialéctica de Levins y Lewontin (1985).



y Lévi-Strauss, 2004) y Latour (2002), *multinatural*— y menos proclive a patologizar y jerarquizar la diferencia, sea ésta "racial", sexual o de otras índoles. Una biología, paradójicamente, más humana.

Sin embargo, este aire de integración e inclusión puede terminar, con el pasar del tiempo, caducando de la misma forma en que caducó el universalismo del Positivismo Lógico. Quizás ahora celebramos este aire de integración e inclusión sin reducción como otrora celebramos la unificación y el universalismo. Mi objetivo en este texto, como he dicho, es comenzar a pensar acerca de este posible riesgo. Señalar posibles senderos analíticos. Explorar, por ende, si la idea misma de biología post-dualista no es ella misma un espejismo producida por otro: la ilusión de un único enemigo que es, en realidad, una multitud. Explorar, también, si la implementación de un pensamiento post-dualista conduce necesariamente a la utopía.

Para ello, este ensayo se divide en las siguientes secciones. Primero, la presentación de aquel que juega el papel del enemigo común: el dualismo o la dicotomía naturaleza-cultura. Segundo, la desarticulación de este enemigo, el cual emergerá como un *significante vacío*. Tercero, la exploración tanto de posibles consecuencias de algunas formas de implementar a dicho pensamiento post-dualista como aproximaciones para superar retos concretos. Concluiré defendiendo la tesis de que, más que superar la dicotomía naturaleza-cultura, debemos instrumentalizarla entendiendo algunos de los contextos en los cuales se les despliega con motivos estratégicos que no son ellos mismos menores; abogar por una *ontología rugosa*, rica y compleja, no plana, que reconozca las diversas formas de existencia.

1. La dicotomía naturaleza-cultura como enemigo

La dicotomía naturaleza-cultura tiene una historia demasiado larga y abigarrada como para intentar siquiera esbozarla. Lo que pretendo hacer en esta primera sección es describir por qué ésta suele aparecer como una suerte de obstáculo a vencer desde muy diversos espacios, empero, antes de ello deseo caracterizar algunos de sus elementos más emblemáticos.

Primero que nada, la dicotomía en sí misma parece inaugurar una batería de oposiciones tanto en términos ontológicos o de dominios, al separar entre fenómenos naturales *vs* culturales, como en términos epistemológicos, al señalar que habría estructuras explicativas y aproximaciones metodológicas que estarían

restringidas a cada dominio. Esta triple separación resultaría de considerar que los fenómenos de la naturaleza se explicarían, por ejemplo, causalmente y serían abordables por medio de estrategias experimentales mientras que, por otro lado, los fenómenos de la cultura se comprenderían hermenéutica-interpretativamente y serían abordables por medio de estrategias sobre todo de corte narrativo.

Cabe aclarar que no sería trivial apuntalar en dónde radicaría la diferencia específica entre lo natural y lo cultural. Una posible opción, de corte searleana (Searle, 1995) e influencia claramente contractualista, radicaría en suponer que, mientras los fenómenos naturales son *ontológicamente objetivos* y su existencia no depende de nuestra intencionalidad colectiva hacia éstos, los fenómenos culturales serían *ontológicamente subjetivos* ya que su existencia sí dependería de nuestra intencionalidad colectiva[3] hacia éstos pues sería esta última la que de hecho les confiere existencia.[4] Esto es, los primeros serían *clases naturales* en las cuales sólo los términos con los que se nombran dependerían de nuestras prácticas nomenclaturales, taxonómicas y lingüísticas mientras que, en el caso de los segundos, todo el fenómeno y no únicamente el término que lo nombra dependería del reconocimiento colectivo, de la capacidad constituyente del *testimonio* en modo "nosotros", por lo cual estas *clases sociales* adquirirían existencia únicamente porque, al actuar colectivamente como si existieran, de facto los estaríamos constituyendo, los estaríamos trayendo al mundo.

Desde luego que esta primera aproximación encontrará innumerables críticas. A modo de ejemplo, el filósofo Ian Hacking (1999), si bien acepta la distinción entre clases naturales y sociales en el sentido ya mencionado, reconoce la existencia de una tercera clase, las *clases artefactuales*, en las cuales estamos ante entidades que han sido causalmente producidas por el ser humano y no únicamente constituidas por medio de la intencionalidad colectiva. Estas clases hablarían de

[3] Dejo de lado dos puntos importantes por mor a la claridad. Por un lado, la distinción entre explícito e implícito a la hora de abordar si un fenómeno está explícitamente reconocido como socialmente constituido o esta constitución se da de manera implícita, encubierta. Por otro lado, el rol que juegan las instituciones ya constituidas en la constitución de nuevas instituciones; la centralidad del lenguaje podría así defenderse no ya desde un textualismo desmaterializante sino por el papel que éste juega como fundamento de toda otra institución humana.

[4] Lo anterior presupone un realismo tanto sobre las clases naturales como sobre las entidades del mundo. Por simplicidad no problematizaré este presupuesto.



una imbricación material entre lo natural y lo cultural que no hallaría cabida en la distinción searleana. Pero, siguiendo los trabajos de la filósofa feminista Sally Haslanger (2007), podríamos todavía distinguir entre *constitución social*, mediada por la intencionalidad colectiva, y *construcción (causal) social*, mediada por acciones corporalmente dirigidas hacia la reconfiguración de la materia. Ello permitiría volver a demarcar ambos dominios aunque pondría en tela de juicio la viabilidad misma de suponer que estos son tan contundentemente distinguibles y, por tanto, explicativa y metodológicamente dispares como se suele suponer.

En todo caso, la anterior estrategia es sólo una de las muchas formas en las cuales podríamos intentar caracterizar la dicotomía ya mencionada. Siguiendo otras filosofías, más materialistas, podríamos considerar a lo natural como lo no artificial, lo no afectado/generado por la acción o labor humana, lo que forma justamente el sustrato sobre el cual actúa la acción o labor humana en su autoproducción como sujeto histórico (Wark, 2015, sugiere que esta forma de construir la metáfora fue importante para ciertas corrientes del marxismo soviético). Lo cultural sería todo aquello que la acción humana ha producido, aquello en lo cual la materia se conjuga con el *trabajo muerto* (intelectual o físico).

O, a modo de tercer esbozo, podríamos oponer las categorías de *physis* y *nomos* y señalar que la primera nombra lo propio de la naturaleza, sería el ámbito de las regularidades causales, mientras que la segunda evoca la esfera de los fenómenos normativos en los cuales el significado socialmente constituido juega un papel central (véase, por ejemplo, Rickert, 2013, quien combate la dicotomía bajo esta lógica). Será aquí, desde luego, donde el tema kantiano de la normatividad propia de lo vivo constituiría un fuerte desafío.

Sea como fuere, a las tres aproximaciones les subyace un intento por demarcar estos dominios, por señalar un dominio preexistente y anterior al ser humano, no forjado por éste, mientras que, por otro lado, se instituye un segundo dominio, que si bien emergería históricamente del primero, habría adquirido una diferencia específica al dar pie a nuevos procesos inexistentes en el primero.

Curiosamente, sería en este punto donde valdría la pena hacer dos observaciones. Primero, gran parte del encono entre ciencias naturales, sociales y humanas surge porque se acepta el ímpetu por demarcar y la idea misma de dos dominios, mientras que, segundo, se entra en una clara confrontación acerca de la relación de dependencia/autonomía entre éstos. Es decir, el conflicto surge de

compartir una tesis que conlleva la pregunta de, si hay dos dominios, qué relación hay entre éstos.

A modo de digresión, es aquí donde se entronca esta dicotomía con otra igualmente conocida. La dicotomía entre causas últimas y causas próximas (Mayr, 1961) ha sido fuertemente cuestionada por el primer enfoque (E1) ya mencionado, aquel centrado en lo que suele pasarse por alto es que esta crítica tiene justamente aristas que sólo son inteligibles en función de lo aquí mencionado para la dicotomía naturaleza-cultura. La idea de que las causas últimas han moldeado a los organismos, incluido al ser humano, y que ellas mismas proveen la explicación última de por qué el mundo natural es cómo es implica que las causas próximas serán siempre una respuesta parcial. Implica no únicamente la exclusión de ciencias como la embriología sino una visión de la causalidad en la cual lo que ha sido forjado por causas últimas constriñe siempre y condiciona lo que las causas próximas pueden efectuar. Y aquí es donde la cultura termina por ser considerada como una suerte de barniz que se coloca sobre una naturaleza humana profunda y enraizada en una historia evolutiva. De allí también que los partidarios del primer enfoque sostengan que, al rechazar la dicotomía entre causas últimas y próximas, se inaugure asimismo una nueva forma de considerar la relación entre lo otrora pensado como natural y lo otrora pensado como cultural.

Volviendo al punto, este conflicto generado por la aceptación de la idea de dos dominios no debe ser minimizado pues no sólo se juega una discusión teórica. Es aquí donde se juegan también las relaciones disciplinarias entre unas ciencias y otras, la autonomía de unas sobre otras y, con ello, el grado de autoridad social que va a reconocérseles. Una tesis de autonomía radical pondría a las ciencias sociales y humanas como los saberes por excelencia en lo que a lo político respecta, las haría las ciencias relevantes en toda cuestión humana y circunscribiría a las ciencias naturales al ámbito meramente somático de lo humano. Por el contrario, una tesis de dependencia tendría los efectos opuestos. Aquí desde luego cabe una escala de grises pero quedará como tarea de los y las lectoras el imaginar las posibilidades.

El punto central es que en la dicotomía se juegan relaciones disciplinarias, políticas y gubernamentales. Se juega tanto una idea de naturaleza humana como de mundo que tendría consecuencias abierta y claramente *cosmopolíticas* (tomo este término de Derrida (2002), quien lo retoma de Stengers). Se juega incluso una



mirada del espacio ya que terminamos por distinguir entre espacios naturales y espacios sociales, comprendiendo estos últimos tanto zonas rurales como zonas urbanas. De allí que dicha dicotomía adquiera tal centralidad.

Para concluir esta sección quisiera únicamente señalar lo obvio. Para el primer enfoque, sería el entronque entre la dicotomía naturaleza-cultura y la dicotomía causas últimas *vs* causas próximas, lo que motivaría un fuerte rechazo a un pensamiento dualista. Como ya lo ha señalado Maurizio Meloni (2016), tal pareciera que hoy en día, de nuevo bajo lógicas dualistas, o se es un determinista biológico de derechas o una neolamarckiana de izquierdas. Parece presuponerse que el compromiso con la dicotomía entre causas últimas y próximas sólo puede conducir a una suerte de *genocentrismo* asociado a una *herencia dura* en la cual la naturaleza humana estaría fuertemente acotada por una biología que no únicamente cercenaría gran parte de nuestra agencia —incluida nuestra capacidad de autoconstrucción— sino que también reduciría la relevancia causal de lo cultural a un mero barniz que recubre de manera superficial un núcleo duro invariante y asentado en la biología.

En contraposición, el rechazo de la dicotomía causas últimas *vs* próximas no únicamente parece descentrar al gen, haciendo con ello posible una *democracia causal* en la cual otros canales de herencia tendrían un peso importante; lo anterior nos aproximaría a una suerte de *herencia suave* que, si bien no nos coloca en la posición del gran maestro de nuestra propia evolución, sí que rescata una maleabilidad en la cual naturaleza y cultura se co-construyen de tal suerte que la biología no figuraría como destino o esencia. Evolutivamente hablando, la dicotomía naturaleza *vs* cultura dejaría de funcionar como la oposición de dos dominios con procesos y dinámicas específicos y en algún grado independientes.

Desde luego, como el propio Meloni señala, estas dos opciones son posibles pero no son exhaustivas y no debiéramos imaginarlas como las únicas posibles. La segunda opción, si bien a título personal parece superior a la primera, deja todavía sin analizar las posibles consecuencias disciplinarias de este nuevo alineamiento y, con ello, asume optimistamente que sus consecuencias cosmopolíticas sólo pueden ser positivas.

Finalmente, para el caso del segundo enfoque (E2), su rechazo a la dicotomía obedece fundamentalmente a preocupaciones de corte *ecológico-político* pues en esta época conocida como Antropoceno el ser humano se ha vuelto una fuerza

geológica. Lo anterior implica que las consecuencias causales de nuestras acciones tienen ya impacto en una escala de tiempo otrora impensable. La dicotomía naturaleza-cultura aparece, por tanto, como un obstáculo tanto para diagnosticar y comprender el tamaño del reto que se nos presenta como para comenzar siquiera a esbozar posibles acciones encaminadas a mitigar —que ya no detener— nuestros efectos sobre el planeta.

2. La dicotomía naturaleza-cultura como significante vacío

Los argumentos presentados en la sección anterior nos ayudan a comprender por qué parece verosímil sostener que estamos ante una nueva biología post-dualista que se gesta como resultado de una fuerte oposición a la dicotomía naturaleza-cultura. Sin embargo, quizás este aire de unidad es ilusorio y nace de colapsar los muy diversos sentidos de la dicotomía naturaleza-cultura. Si esto último es el caso, entonces estaríamos ante diversos intentos de trascender la dicotomía naturaleza-cultura que, quizás, están ellos mismos en tensión pues sus propuestas pueden tener consecuencias que no sean reconciliables con los que provienen de articulaciones en paralelo. De nuevo, por motivos de extensión tendré que ofrecer un esquema de un argumento que debiera ser mucho más extenso.

Comienzo aquí ofreciendo cuatro breves ejemplos que provienen de los dos enfoques ya descritos. Con respecto al primero (E1), de corte evolutivo, podríamos traer al frente tanto a la propia teoría de construcción de nicho como a las propuestas de Tim Ingold que, para ser del todo honesta, habría que colocarlas en un punto intermedio entre el primer y el segundo enfoque. Escojo compararlos por dos razones. Primero, porque tanto Laland y colaboradores como Ingold han sido autores que han entrado en diálogo con la teoría de los sistemas en desarrollo y comparten con ésta cierto rechazo tanto sobre la síntesis moderna como sobre las dicotomías naturaleza-cultura y causas últimas *vs* próximas; esto da ya una suerte de piso común (me refiero, desde luego, a sus contribuciones en Oyama *et al.*, 2003).

Sin embargo, las diferencias son enormes. Laland y colaboradores proponen la TCN sobre los viejos modelos de coevolución genes-cultura y su concepción de cultura es sobre todo informacional (Odling-Smee *et al.*, 2003; véase también Laland *et al.*, 2001). Admiten, eso sí, la existencia de *culturas materiales* vía la noción de artefactos aunque tanto en el caso de la cultura simbólica como en el



caso de la cultura material, parecerían sostener que estamos ante simples instancias del proceso de construcción de nicho que vemos en especies no humanas. Con ello no quiero afirmar que desconocen el fenómeno del *ratchet* evolutivo en la cultura humana sino que ponen por delante una visión de la cultura como un tipo de herencia no genética que transmite información y dejan de lado, por ejemplo, el rol que la noción de cultura juega en ciencias sociales como fundamento de la diferencia radical y la subjetivación.

Por su parte, Ingold (2011) es un antropólogo mucho más influido por un pensamiento cuyas bases estarían en Deleuze y Heidegger y que vería a la cultura como constructora de mundos y no de nichos; para él, habría que comprender nuestras trayectorias o historias de vida sin colapsarlas en nodos —punto que lo pone en abierta oposición con Latour— y sin colapsarnos en una mirada meramente cibernética del organismo. Habría, igualmente, que atender a cómo, a lo largo de nuestras vidas, vamos entretejiendo nuestras trayectorias con las vidas de otros. Su visión es mucho más materialista y cercana a un giro corporal en ciencias sociales y humanas.

Así, para la TCN la dicotomía naturaleza-cultura se juega sobre todo en el plano de los tipos de causalidad reconocidos y en los canales de la herencia admitidos como evolutivamente importantes. Ven a la cultura como una instancia de construcción de nicho en la cual hay un canal de herencia no genético y que causalmente interactúa con la herencia genética. Esto rompe con el dualismo y la idea de dos dominios causalmente separados, rompe igualmente con la idea de que las explicaciones de lo cultural son radicalmente *sui generis* cuando se les compara con las explicaciones de lo natural. Cuestionan al *excepcionalismo humano* pero en los términos ya mencionados, no en términos éticos o políticos.

Ingold resulta más complicado de caracterizar en un espacio tan breve. Basta decir que le interesa unificar a la antropología, escindida en cuatro: antropología física, cultural, arqueología y lingüística. Ve a la dicotomía sobre todo asociada con esta escisión y la ve cómo un reto para comprender cabalmente cómo habitamos el mundo —un tema heideggeriano—. Es por ello que sus reflexiones tocan ámbitos tan diversos como la corporalidad, la cognición, las representaciones, etcétera.

Con respecto al segundo enfoque (E2), tomemos como ejemplo la aproximación ecomarxista, por un lado (Burkett, 1999; Foster, 2000), y los trabajos del

propio Latour (2009), por otro. En el primer caso, la dicotomía naturaleza-cultura suele leerse a través de la narrativa de la *ruptura metabólica* entre la naturaleza y los ambientes humanos; leída así, la dicotomía nombra sobre todo una situación de desbalance termodinámico entre aquellos espacios naturales —las fuentes— que nos proveen de recursos naturales y de servicios ambientales, junto con los sumideros de desperdicios, frente a los ambientes humanos en los cuales lo natural es consumido y transformado para luego ser desechado. Es decir, aquí lo natural y lo social se construyen a la luz de una lectura claramente ecológica, termodinámica y espacial de ambos dominios; ambos se leen en clave materialista y la confrontación entre uno y otro tiene mucho más que ver con preocupaciones económicas y ecológicas acerca de cómo compaginar las dinámicas que rigen a economía con los constreñimientos de la ecología. El diagnóstico de esta aproximación suele señalar al capitalismo como el gran enemigo a vencer ya que éste, como sistema de estructuras productivas, distributivas y de consumo —aunado a cierto *ethos* en dichos dominios—, produce no únicamente el desbalance sino que, a través de la *valorización del valor*, conduce a una minusvaloración sumamente nociva de la importancia de valorar lo natural.

Por su parte, Latour está interesado en proponer una *ontología plana* que no separe entre agentes/sujetos humanos y objetos no humanos; propone la noción de *redes de actantes* para explicar cómo interactúan diversos nodos de tal forma que coadyuven o limiten sus posibilidades actanciales; busca ofrecer un modelo que explique cómo se resuelven las *controversias* y cómo se instauran tanto representaciones del mundo como formas de intervenirlo (quizás Harman, 2010, ofrece la mejor introducción a la metafísica latouriana). Latour explícitamente rechaza la idea de estructuras por encima de las propias redes —razón por la cual ha sido fuertemente criticado— y, tras su giro ecológico, ha buscado elaborar un modelo político —sin decir mucho de lo económico— que dé representación a los actantes no humanos bajo un nuevo republicanismo bicameral que, por un lado, nos dé voces a humanos y no humanos y, por otro, nos permita tomar juicios ponderados en el mejor interés de todos. Esto es, su lectura de la dicotomía se juega sobre todo en el ámbito de lo político y en el ámbito de lo ético; busca expandir, tras haber socavado el *excepcionalismo humano* en el ámbito de la *acción*, el peso ético y político de los actantes no humanos. Ello lo hace porque anteriormente había ya llevado a cabo una deconstrucción de la dicotomía en el plano de



lo epistemológico, tanto al separar tajantemente entre sujetos y objetos, como al explicar la resolución de controversias invocando sobre todo factores sociales que privilegiaban la intención de los sujetos.

En cualquier caso, espero que estos cuatro ejemplos hagan ver dos puntos. Primero, la dicotomía naturaleza-cultura aparece nombrada en cada ocasión pero ésta es leída de formas radicalmente distintas y a la luz de diversos saberes, problemas y objetivos; no es, por ende, una dicotomía sino muchas. Segundo, no resulta para nada claro que las diversas instancias de la dicotomía puedan conectarse fácilmente entre sí y resulta incluso más opaco el siquiera intentar mostrar que lo que se nombra en cada caso está causal o conceptualmente imbricado con lo que se dice en los otros.

Es justo en ese sentido en el que sostengo que la dicotomía es un *significante vacío*. Es decir, que es un significante que está en sí mismo vacío de contenido y que fluye entre diversos contextos disciplinarios en los cuales es retomado e interpretado a la luz de oposiciones particulares como las ya mencionadas. Vale la pena aclarar que el término de significante vacío no es de cuño propio sino que surge en filosofía política para nombrar expresiones que circulan en el espacio político y que son enunciadas por diversos sectores que las reapropian para darles un sentido específico a la luz de sus demandas (véase Laclau y Mouffe, 1987). Sin embargo, estas expresiones fluyen entre los grupos y dan la impresión de unir o integrar diversas voces que, por esa misma dinámica, pareciera que tienen demandas que los unen. De igual manera, la dicotomía naturaleza-cultura ha fluido entre diversos discursos postdualistas dando la impresión de que estamos ante una dicotomía sumamente general que los unifica a todos como discursos opositores a dicha dicotomía.

No obstante, para hilar más fino cabría distinguir entre diversas formas en las cuales aparece la dicotomía. Distingamos, por ahora, las formas en las cuales ésta funge como una disyuntiva, un dualismo y un binarismo. Comencemos por la noción de *dualism*o haciendo mención de que dicho término remite a la idea de dos tipos de sustancias o dos órdenes ontológicos, como en el dualismo cartesiano, que se presentarían como dominios independientes dentro del mundo. Cuando la dicotomía funciona a modo de un dualismo su connotación es fundamentalmente ontológica y remite a la existencia de dos tipos fundamentales de sustancias.

Por otro lado, cuando la dicotomía figura como *disyunción* (exclusiva) hablamos sobre todo en términos argumentativos, lógicos o explicativos al suponer que una explicación ha de seleccionar entre *explanantia* alternativos para dar cuenta de un mismo *explanandum*. Es decir, cuando suponemos que un fenómeno debe ser explicado en términos culturales o en términos naturales estaríamos cayendo precisamente en una lectura de la dicotomía a modo de disyunción.

Finalmente, cuando la dicotomía se entiende en términos de un *binarismo* hablamos sobre todo en términos taxonómicos o clasificatorios al suponer que tenemos únicamente dos categorías que serían mutuamente exclusivas y conjuntamente exhaustivas. Suponer, en este sentido, que todo en este mundo puede ser clasificado de forma binaria es erróneo y, como hemos visto con el caso de las clases artefactuales, suele conducir a ignorar fenómenos que no pueden clasificarse de una u otra forma.

Ahora bien, desde luego que hay una relación entre los tres sentidos ya discutidos aunque yo no aseveraría acríticamente que ésta siempre ocurre. Así pues, el binarismo taxonómico suele conducir a un dualismo ontológico y estos dos terminan por dirigirnos a explicaciones que presuponen una disyunción. Empero, resultaría interesante en cada ocasión en la que se habla de la dicotomía naturaleza-cultura el identificar si estamos ante un ámbito taxonómico, ontológico o explicativo —o los tres— y, además, cómo se aterrizan estas tres categorías en casos concretos. Un buen ejemplo de la pertinencia de estas distinciones la encontramos en las críticas que Susan Oyama (1985) le dirige a los programas que ella denomina interaccionistas[5] y que, si bien dejan de lado las dimensiones de la dicotomía a modo de disyunto en el dominio de las explicaciones, siguen, por otro lado, presuponiendo que estamos ante dos dominios ontológicos que interactúan —de ahí el término interaccionismo—.

Por otro lado, un segundo ejemplo de la pertinencia de estas distinciones en una situación en la cual se vinculan los tres términos lo encontramos en aquellas situaciones en las cuales se distingue entre objetos y sujetos. Aquí parecería que

[5] Oyama se refiere aquí a los programas de investigación que reconocen que los rasgos fenotípicos no pueden ser explicados en términos de lo genético *vs* lo ambiental y que abogan por explicaciones híbridas o basadas en interacciones entre ambos factores. Para ella, esta superación de la dicotomía es incompleta porque sólo ha desmontado uno de los aspectos de la misma.



estamos ante una distinción taxonómica que, al reificarse, conduce a una visión cualitativamente diferente de dos tipos de entidades en el mundo, unas poseedoras de una agencia reflexiva y otras carentes de ella; esto conduce, como espero sea claro, a la construcción de explicaciones radicalmente diferentes para dar cuenta de los comportamientos de unos y otros.

Desde luego que el ejemplo anterior no aborda un caso concreto de la dicotomía aunque, al menos en el pensamiento latouriano, sí parecería que la noción de actante busca superar una instancia de la dicotomía que pasa por distinguir el dominio de las explicaciones sociales, vinculadas a intenciones y sujetos, del dominio de los objetos gobernados por causas. Pero esta forma de construir la dicotomía sería radicalmente distinta a la que encontramos cuando ésta se traza en términos de, a modo de tercer ejemplo, la oposición innato *vs* aprendido,[6] la cual desde luego remite a un binarismo taxonómico en lo que a ciertas capacidades se refiere y que remite de igual manera a dos tipos de procesos gobernados por dinámicas diferentes y radicalmente opuestas, lo cual conduciría a una disyunción explicativa.

Sea como fuere, programáticamente hablando la distinción entre disyuntivas, binarismos y dualismos permite hacer ver que habría por lo menos tres estrategias diferentes para abordar los diversos avatares de la dicotomía naturaleza-cultura. Al dualismo podría oponérsele tanto un *monismo* como un *pluralismo ontológico* y en principio no queda claro cuál de estas dos respuestas será más adecuada para cada situación aunque los reduccionismos probablemente sean cercanos a los monismos y esto pueda servir a modo de principio precautorio. Por su parte, el binarismo puede resolverse al reconocer taxonomías con numerosas categorías que multipliquen las entidades reconocidas y que representen adecuadamente la heterogeneidad de las mismas. Finalmente, la disyunción se desmonta al, por un lado, dejar de presuponer que estamos ante una disyunción exclusiva y, por otro, al reconocer que explicativamente hablando podemos construir argumentos que integren herramientas emanadas de diversas disciplinas y contextos.

A mi juicio, llegado este punto sería importante señalar que muy probablemente, más que buscar superar la dicotomía naturaleza-cultura, lo que tendríamos

[6] Esta oposición, dicho sea de paso, no es equivalente a la oposición entre lo genético y lo ambiental. Lo innato puede referirse a aquello que está fuertemente canalizado y que se presenta de manera robusta ante diversos trasfondos de variación genética y ambiental (Hernández Chávez, 2016).

que hacer es entender la lógica de cada una de sus encarnaciones y comprender sus limitaciones pero también las razones que llevaron a su instauración. Acotándonos al ámbito particular de la TCN y estas nuevas biologías postdualistas en el ámbito de lo evolutivo, quizás no debamos a aspirar a superar *tout court* a la dicotomía sino ofrecer o confeccionar *ontologías rugosas* que preserven los diversos *modos de existencia* de diversos organismos sin incurrir en un pensamiento dicotómico y sin incurrir en soluciones que ofrecen *ontologías planas* que combaten al excepcionalismo humano pero cuyas consecuencias no son del todo deseables. Sobre esto versa la última sección.

3. Formas de (no) trascender la dicotomía naturaleza-cultura

En esta última sección lo que quisiera hacer para darle cierre a mi argumentación es detallar con mayor cuidado la diferencia entre una ontología plana y una ontología rugosa para, posteriormente, aterrizar esta oposición en el caso concreto de la TCN. Mi preocupación, tanto general como concretizada al caso de la TCN, consiste en señalar dos puntos que me parecen merecedores de mayor escrutinio. Primero, la homologación entre construcción de nichos y construcción de mundos que implícitamente parece sostenerse en la TCN. Segundo, la falta de atención a las dimensiones políticas que, en el caso humano, son constitutivas de lo social y que, en esta discusión, tendrían dos consecuencias que mencionaré brevemente.

Comienzo pues atendiendo al término *ontología plana*. Este término esta asociado principalmente al pensamiento de Bruno Latour[7] y de los y las defensoras del realismo especulativo / ontología orientada a objetos (OOO) (Harman, 2010, 2014). Sin embargo, la idea central podría ser exportable a otras posiciones filosóficas pues descansa en las siguientes intuiciones. Primero, combatir al excepcionalismo humano defenestrando con ello la idea de que el ser humano posee una colección de atributos que lo hacen merecer un trato *sui generis* a la hora de confeccionar explicaciones (p. ej., el lenguaje, la autoconciencia, la intencionalidad colectiva en modo nosotros, la normatividad, etc.). Ello suele

[7] Cabe mencionar que Latour mismo en sus trabajos más recientes se aleja de estas ideas y comienza a hablar de la importancia de atender a los modos de existencia (Latour, 2013).



traducirse en la postulación de actantes tanto humanos como no humanos que se entrelazan en redes que hacen posible la estabilización ontológica y semántica de ciertos fenómenos. En esta estabilización la aportación humana no se juzga como cualitativamente diferente a la de otros actantes.

Segundo, el aplanamiento ontológico suele implicar que entidades como el mercado o el Estado son dejadas de lado como posibles elementos explicativos en favor de las propias redes de actantes ya mencionadas. Tercero, hay un compromiso *actualista* en el cual se juzga que las capacidades de un actante dependen de las conexiones que de facto guarda con otros actantes y no de disposiciones o propiedades intrínsecas pero presentes sólo en potencia. Cuarto, la vida psíquica de los sujetos humanos es colapsada en nodos dentro de redes y la supuesta complejidad psicológica del sujeto humano es dejada de lado. Quinto y último, no se considera que haya un punto de quiebre entre causalidad y semiosis ya que no se considera que la segunda sea privativa del lenguaje y del ser humano.

Ahora bien, en este punto es donde yo sostengo que un rechazo *absoluto* de la dicotomía naturaleza *vs* cultura en *todas* sus posibles encarnaciones conduce a un aplanamiento ontológico indeseable que, si bien puede no operar dentro de los puntos mencionados en relación a Latour y la OOO, sí compartirá con ellos el borramiento de toda posible distinción entre lo humano y lo no humano. Esto es, el aplanamiento ontológico ocurrirá siempre que se pierdan de vista las diferencias entre los diversos *modos de existencia* de los organismos humanos y no humanos. El reduccionismo asociado a la sociobiología y la psicología evolutiva más ingenua serían ejemplos de aplanamientos ontológicos en los cuales la ontología biológica se impone sobre toda ontología social. Pero otras formas de aplanamiento son posibles —como hemos visto con Latour—, formas en las cuales no se impone una ontología biológica sino que se acuñan categorías y se identifican procesos que, según se afirma, ocurren de formas totalmente homólogas en seres humanos y no humanos.

En claro contraste a este sendero yo abogo por una ontología rugosa que reconozca los diversos modos de existencia de los organismos. Ello no consiste en la reafirmación simplona de la dicotomía naturaleza *vs* cultura o de la frontera humano-no humano pues un respeto a los diversos modos de existencia implica reconocer que hay diferencias importantes no únicamente entre animales no humanos y animales humanos sino también entre seres vegetales, bacterias,

hongos, etc., y entre los muy diversos *baupläne* animales. Diciéndolo de otro modo, cada organismo, en función de su constitución, confronta un mundo y no sólo un nicho diferente; sus temporalidades, espacialidades e interpenetraciones con el ambiente cambian en función de ello (sus relaciones intermateriales) (véase, por ejemplo, Marder para el caso vegetal).

Ideas parecidas a éstas las encontramos en el pensamiento de Donna Haraway (2008; 2015) quien sostiene que nunca hemos sido humanos —en ese viejo sentido humanista— pero no para abogar por un aplanamiento ontológico semejante al de Latour sino para defender que cada comunidad humana se co-constituye con su ambiente. En ese sentido no puede hablarse de una humanidad definible de forma totalmente insensible al contexto, i.e., no es posible construir una noción *contextualmente invariante* de lo humano porque no hay experiencia ni *modo de existencia contextualmente invariante*. Eso no significa, por otro lado, que los seres humanos existan del mismo modo que las bacterias, las plantas u otros animales no humanos.

Podemos, por ejemplo, sostener que toda comunidad humana tiene normas, lenguaje, diferencia sexual, sistemas productivos, etc., y que eso genera un modo de existencia diferente al de otros organismos pero no por ello permite la construcción de una noción de humanidad totalmente insensible al contexto. Asimismo, desde esta lógica puede rechazarse la presunción de autonomía e independencia de lo humano con respecto a su ambiente sin que ello desemboque en la falta de atención que el ser humano juega en la configuración de sus ambientes.

La ventaja de esta aproximación es que evita dos riesgos. Por un lado, la ilusión simplona de que la trascendencia de la dicotomía naturaleza *vs* cultura es suficiente para conducirnos a una mejor biología. Por otro lado, la homologación absoluta de lo humano (o cualquier otro modo de existencia) con lo no humano (o su conjunto complemento).

Finalmente, para aterrizar lo ya dicho en la TCN, yo quisiera simplemente señalar que esta teoría tiende a un aplanamiento ontológico al ofrecer una comprensión de la evolución que postula procesos y categorías insensibles a los modos de existencia de cada organismo. Esto se ve con claridad en la forma en la cual la cultura es leída en términos puramente informacionales, como un mecanismo de la herencia más, que sería totalmente homólogo a los que encontramos en otros organismos.



Esta visión deja de lado el papel de la cultura como un trasfondo de subjetivación, por un lado, y como el escenario en el cual la vida social humana se transforma en política precisamente por el choque de valores y subjetividades, por otro. Su aplanamiento, en ese sentido, despolitiza lo social humano y, en el proceso, pasa por alto el rol que el concepto de cultura ha jugado en ciencias sociales y humanas no únicamente como condición de posibilidad de las mismas, como un nuevo elemento explicativo que éstas introducen, sino como un elemento de la vida humana en el cual nuestras pugnas no son meros choques agonísticos de intereses preexistentes sino expresión de trayectorias subjetivas cargadas de valoraciones históricamente conformadas.

4. Conclusiones

Quizás la conclusión más importante de este texto es ante todo una sospecha. La sospecha de que todo esfuerzo de unificación de las ciencias biológicas, sociales y humanas está sostenido por un esfuerzo por construir una ontología plana que permita la construcción de una *lingua franca* con la cual podamos explicar, clasificar y describir al mundo sin toparnos con obstáculos o pliegues que nos obliguen a caer en una Babel que tendría de virtud el poder abordar la heterogeneidad de los fenómenos respetando el modo en el que se presentan. Por medio de esta sospecha identifico además el riesgo de confundir una sana crítica a los dualismos con una quijotesca batalla en contra de un leviatán de dualidades que erigimos como parangón de toda posible limitación analítica que hayamos detectado en nuestros saberes.

Hoy pareciese que hay una biología post-dualista que combate justiciera un conjunto de avatares de un único enemigo y que defiende la superación absoluta de lo que aquel enemigo encarna: la dicotomía entre naturaleza y cultura. Pero quizás todo esto es un espejismo. Un tropo demasiado recurrente que habríamos de dejar de lado. Quizás debiéramos apostar por comprender cómo opera cada instancia de la dicotomía e instrumentalizarla en vez de reificarla como el colosal enemigo.

Aprender, eso sí, que hay instancias superables de la misma pero que el sendero no implica la postulación de ontologías planas sino el reconocimiento de la rugosidad de la ontología y de los diversos modos de existencia de los objetos que componen el mundo.

Burkett, P. (1999). *Marx and nature: A red and green perspective.* Nueva York: St. Martin's Press.

Crutzen, P. J. (2006). The "anthropocene". En *Earth system science in the anthropocene* (pp. 13-18). Berlin Heidelberg: Springer.

de Castro, E. V., y Lévi-Strauss, C. (2004). "Perspectivismo y multinaturalismo en la América indígena". En: *Tierra adentro: Territorio indígena y percepción del entorno*, 37-79.

Derrida, J. (2002). *La universidad sin condición*. España Trotta.

Foster, J. B. (2000). *Marx's ecology: Materialism and nature*. Nueva York: NYU Press.

Gilbert, S. F., Bosch, T. C., y Ledón-Rettig, C. (2015). Eco-Evo-Devo: developmental symbiosis and developmental plasticity as evolutionary agents. *Nature Reviews Genetics*, 16(10): 611-622.

Guerrero Mc Manus, F. (2013). *¿Naces o te haces? La ciencia detrás de la homosexualidad*. México: Editorial Paidós de México.

Guerrero Mc Manus, F. (2015). "Las Sexualidades Naturales de la Biología Postmoderna" en R. Serur (ed.). *Sexualidad: Biología y Cultura. Cuadernos del Seminario de Modernidad*. Versiones y Dimensiones, No. 8. Seminario Universitario de Modernidad, pp. 33-58.

Hacking, I. (1999). *The social construction of what?* Cambridge: Harvard University Press.

Haraway, D. J. (2008). *When species meet*. Minneapolis: University of Minnesota Press.

Haraway, D. (2015). Anthropocene, Capitalocene, Plantationocene, Chthulucene: Making Kin. *Environmental Humanities*, 6, 159-165. http://environmentalhumanities.org/arch/vol6/6.7.pdf

Harman, G. (2010). *Prince of networks: Bruno Latour and metaphysics*. Londres: Pluto Press.

Harman, G. (2014). *Bruno Latour: Reassembling the Political*. Londres: Pluto Press.

Haslanger, Sally. (2007). *On Social Construction*. Oxford: Oxford University Press.



Hernández Chávez, Paola. (2016). *Modularidad Cognitiva y Especialización Cerebral*. México: Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.

Ingold, T. (2011). *Being alive: Essays on movement, knowledge and description*. Nueva York: Taylor & Francis.

Jablonka, E., y Lamb, M. J. (2014). *Evolution in four dimensions, revised edition: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: The MIT Press.

Laclau, E., y Mouffe, C. (1987). *Hegemonía y estrategia socialista*. Madrid: Siglo Veintiuno de España ed.

Laland, K. N., Odling-Smee, J., y Feldman, M. W. (2001). Cultural niche construction and human evolution. *Journal of evolutionary biology*, 14(1): 22-33.

Latour, B. (2002). *War of the worlds: What about peace?* Nueva York: Prickly Paradigm Press.

Latour, B. (2009). *Politics of nature*. Cambridge: Harvard University Press.

Latour, B. (2013). *An inquiry into modes of existence*. Cambridge: Harvard University Press.

Levins, R., y Lewontin, R. C. (1985). *The dialectical biologist*. Cambridge: Harvard University Press.

Marder, M. (2013). *Plant-thinking: A philosophy of vegetal life*. Nueva York: Columbia University Press.

Mayr, E. (1961). Cause and effect in biology. *Science*, 134(3489): 1501-1506.

Meloni, M. (2016). *Political Biology: Science and Social Values in Human Heredity from Eugenics to Epigenetics*. Springer.

Mol, A. (1999). Ontological politics. A word and some questions. *The Sociological Review*, 47(1_suppl), 74-89.

Morton, T. (2010). Queer Ecology. *Modern Language Association of America*, 273-282.

Neurath, O., Carnap, R., Hans, H. (2002). La concepción científica del mundo: el Círculo de Viena. *Redes* 9(18): 105-149.

Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., y Feldman, M. W. (2003). Niche construction: the neglected process in evolution (No. 37). Princeton University Press.

Oyama, S. (1985). *The ontogeny of information: Developmental systems and information*. Duke University Press.

Oyama, S., Griffiths, P. E., y Gray, R. D. (2003). *Cycles of contingency: Developmental systems and evolution*. Cambridge: The Mit Press.

Pigliucci, M., y Müller, G. B. (2010). *Evolution-the extended synthesis*. Cambridge: The MIT Press.

Searle, J. R. (1995). *The construction of social reality*. Simon and Schuster.

Rickert, T. (2013). *Ambient rhetoric: The attunements of rhetorical being*. University of Pittsburgh Pre.

Tsing, A. L. (2015). *The mushroom at the end of the world: On the possibility of life in capitalist ruins*. Princeton University Press.

Wark, M. (2015). *Molecular red: Theory for the Anthropocene*. Nueva York: Verso Books.

Construcción de nicho. Consideraciones críticas

Maximiliano Martínez*

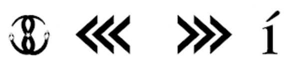
Resumen: Mi objetivo en este texto es señalar algunos temas centrales de la construcción de nicho que resultan confusos y que requieren de una clarificación conceptual. Sin pretender ser exhaustivo, señalaré algunas complicaciones particulares que debe resolver la teoría en su objetivo de consolidarse como parte nodal de la síntesis extendida. Los dos primeros puntos que abordo recogen algunas de las críticas recientes en torno al papel causal de la construcción de nicho y al señalamiento de que éste ha sido un fenómeno deliberadamente excluido de los estudios sobre evolución. El tercer cuestionamiento apunta hacia algunas confusiones interpretativas que pueden desprenderse de una gráfica canónica usada para representar a la construcción de nicho en contraposición a la teoría evolutiva clásica.

Philosophers should remain critical,
and not just be congratulating scientists
– a real problem with "naturalists"
Werner Callebaut

1. Introducción. La construcción de nicho

Uno de los temas recurrentes de la última década en teoría evolutiva es la "construcción de nicho". Este tema hace parte de lo que se ha llamado "Síntesis extendida", programa de investigación que propone ampliar las bases de la síntesis moderna para incluir otras áreas de pesquisa tradicionalmente ausentes en los estudios sobre evolución (Pigliucci y Müller, 2010). La literatura sobre construcción de nicho es inmensa, por lo que me remitiré a reseñar ciertas definiciones y puntos canónicos expresados por los principales científicos defensores de la teoría, lo cual servirá de contexto para enmarcar algunas críticas recientes.

* Departamento de Humanidades. Universidad Autónoma Metropolitana-Cuajimalpa.



Odling-Smee, Laland y colaboradores definen la construcción de nicho así:

> Niche construction is the process whereby organisms actively modify their own and each other's evolutionary niches. Examples include the building of nests, burrows, mounds, and other artifacts by animals; the alteration of physical and chemical conditions; the creation of shade, influencing wind speed; and the alteration of nutrient cycling by plants. When such modifications alter natural selection pressures, evolution by niche construction is a possible outcome. (Odling-Smee *et al.,* 2003, Laland *et al.*, 2016: 191).

También es definida de la siguiente forma:

> Niche construction is the process whereby organisms, through their metabolism, activities and choices, modify their own and/or each others" niches (Odling-Smee *et al.*, 2003).

La construcción de nicho se basa en los siguientes cuatro principios (Laland *et al.*, 2016):

1) Los organismos modifican sus estados ambientales de forma no azarosa, imponiendo sesgos sistemáticos sobre la selección que generan.
2) La herencia ecológica afecta profundamente las dinámicas evolutivas y contribuye a la similitud progenitor-progenie.
3) Los caracteres adquiridos y sus productos colaterales adquieren importancia evolutiva al afectar los ambientes selectivos de forma sistemática.
4) La complementariedad de los organismos y sus ambientes (adaptación) puede ser alcanzada evolutivamente a través de la construcción de nicho.

Una enorme cantidad de ejemplos, en diversas disciplinas, se han dado a propósito de la construcción de nicho (e.g. Odling-Smee *et al.*, 2003), muchos de los cuales se tratan a lo largo de los capítulos que componen este libro. Los casos de construcción de nicho comprenden los diversos niveles de organización biológica, desde bacterias (Callahan *et al.*, 2014) hasta poblaciones humanas (Anton *et al.*, 2014). Como ilustración resulta ya emblemático el caso de construcción de nicho de las lombrices de tierra, las cuales modifican la estructura y composición química particular de los suelos en los que viven: al modificar-construir su ambiente, las lombrices influyen a su vez en las presiones de selección que actúan

sobre ellas, influyendo así en la evolución de sus propios órganos. Esta dinámica ejemplifica cómo los rasgos fenotípicos que alteran el ambiente en la construcción de nicho co-evolucionan concertadamente con los rasgos del ambiente que van siendo modificados, recíprocamente, por la misma construcción.

La obvia importancia y ubicuidad de las dinámicas de construcción de nicho ha llevado a sus defensores a sostener que ella es un factor evolutivo de primer orden, equiparable causalmente con la selección natural y, en no pocas ocasiones, más importante que ésta. A pesar de ello, señalan, la teoría clásica de la evolución, concentrada en la selección natural, la ha ignorado (de ahí el título del libro canónico del tema: *Niche construction: the neglected process in evolution* (Odling-Smee *et al.*, 2003)).

Ahora bien, más allá de los numerosos tratamientos, aplicaciones y ejemplos de la construcción de nicho en la teoría evolutiva, mi interés en este capítulo es llamar la atención sobre varios problemas conceptuales que se le presentan a la construcción de nicho. Sin pretender ser exhaustivo, señalaré algunas complicaciones particulares que debe resolver la construcción de nicho si pretende lograr su consolidación y ubicarse como parte nodal de la síntesis extendida. Los dos primeros puntos que abordo, en las secciones dos y tres, recogen algunas de las recientes críticas hechas por Caponi (2016, 2017) y Gupta *et al.* (2017). El tercer cuestionamiento apunta a algunas confusiones interpretativas que pueden desprenderse de una gráfica permanentemente usada para representar a la construcción de nicho en contraposición a la teoría evolutiva clásica.

2. La construcción de nicho como factor evolutivo equiparable a la selección natural

Gustavo Caponi (2016, 2017) cuestiona uno de los puntos medulares sobre los que se erige la teoría de la construcción de nicho: la idea de que esta última es un factor causal evolutivo análogo, alterno, a la selección natural, con la cual actúa a veces en concomitancia, a veces de forma independiente de ella y, por ello, muchas veces superponiéndosele. Caponi devela ciertas confusiones conceptuales sostenidas por los científicos de la construcción de nicho, las cuáles los llevan a equipararla explicativa y ontológicamente, de forma errónea, con la selección natural. Afirma el autor:



> Pero subrayo que no se trata de discutir una simple cuestión cuantitativa sobre la mayor o menor incidencia de la selección natural y la construcción de nichos en los procesos evolutivos concretos: yo no quiero decir que la selección natural afecte dichos procesos con mayor intensidad que la construcción de nichos. Se trata de mostrar, en todo caso, que la construcción de nichos cae dentro del amplio y heterogéneo conjunto de factores que las explicaciones por selección natural deben contemplar en su articulación. Es en ese sentido que puede y debe decirse que la construcción de nichos no posee la misma jerarquía explicativa y epistemológica que la selección natural. Ella alude a un conjunto de procesos cuya consideración, en la Biología Evolucionaria, permanece teóricamente subordinada a la Teoría de la Selección Natural. (Caponi, 2017: 130).

La metáfora de la adaptación del organismo (pasivo) al entorno (activo) como una llave que se ajusta a una cerradura pre-existente resulta ser, señala Caponi, una representación inadecuada. Según Lewontin, su principal promotor y crítico "los organismos se adaptan al ambiente porque el mundo exterior adquirió sus propiedades independientemente de los organismos, que se adaptan [a ellas] o mueren" (Lewontin citado por Caponi, 2017: 131). No obstante, a diferencia de lo que dice Lewontin (y como veremos también en la siguiente sección), desde Darwin numerosos teóricos de la evolución han señalado la influencia fundamental que tienen las actividades de transformación de los mismos organismos sobre su entorno, por lo que la representación llave-cerradura no refleja fielmente lo que se entiende usualmente en biología evolutiva por adaptación.

¿Por qué afirman los teóricos de la construcción de nicho que ella es un factor causal evolutivo del mismo estatus que la selección natural? Al adjudicar una imagen equivocada de la adaptación a la teoría evolutiva clásica, en donde el entorno es independiente de los organismos que lo habitan, se abre el espacio para que los científicos de la construcción de nicho defiendan lo opuesto: los organismos de ninguna manera son pasivos, sino que modifican activamente su propio entorno, moldeando y dirigiendo a su vez las presiones selectivas que los afectan (Caponi, 2017: 134). En otras palabras: acorde con los promotores de la construcción de nicho, los organismos no son pasivos ante el entorno que les impone las presiones selectivas, son activos al co-construir el primero y moldear —favorablemente para ellos— las segundas. Para Caponi es aquí en donde radi-

ca la confusión conceptual de los científicos defensores de la construcción de nicho, pues la contraponen a la selección natural:

> (…) la principal confusión que está en juego ahí, es la propia idea de que las presiones selectivas sean factores causales ajenos a los seres vivos que ellas afectan (…) El problema está en la afirmación, insistentemente repetida, de que eso vendría a contradecir una supuesta concepción estándar de la selección natural, según la cual las presiones selectivas son agentes causales, o variables ambientales, independientes de los seres vivos que ellas afectan e inmunes a los cambios que los mismos puedan padecer. (Caponi, 2017: 134).

Esta confusión descansa, para el autor, en una mala comprensión de lo que es una presión selectiva; según los defensores de la construcción de nicho el entorno debe entenderse como evolucionando simultáneamente con los organismos, lo que lleva a repensar al mismo proceso evolutivo y sus causas: a la par con la selección natural existiría una causa evolutiva alterna, hasta ahora desatendida, la construcción de nicho. Esto es una equivocación, pues:

> En realidad, la reciprocidad o co-determinación causal a la que aluden los teóricos está inevitablemente presente en toda y en cualquier presión selectiva que podamos imaginar. Una presión selectiva nunca puede depender, y acentuarse o atenuarse, en virtud de factores puramente ambientales que quepa considerar con independencia del linaje a ella sometido. (Caponi, 2017: 135).

> (…) en esta discusión no se puede olvidar que, desde el punto de vista de la Teoría de la Selección Natural, las adaptaciones no son acomodaciones de los organismos a contingencias ambientales (West-Eberhard, 1998); y tampoco son modificaciones del ambiente producidas por los organismos, como pueden serlo la tela que teje una araña o el túnel cavado por un topo. Las adaptaciones no son, en suma, modificaciones organísmicas: son atributos de linajes; son modificaciones en los estados de un carácter causadas por la selección natural (Caponi, 2013b: 106-107). No hay por qué pensar que allí anide un compromiso con la idea de una simple acomodación del organismo a un entorno predefinido. Si Lewontin hubiese leído a Monod, no hubiese escrito lo que escribió a ese respecto (Caponi, 2016: 215).



Así, para Caponi la presión selectiva es una función de los organismos mismos al ofrecer, en una población, una gradiente de variantes que hacen frente, de forma diferencial, a dicha presión. En otras palabras, sin las variantes no es posible hablar de presión selectiva y el organismo incide, de esa manera, en la misma configuración, en la naturaleza, de la presión.[1] Al configurar las poblaciones, la presión selectiva se altera y configura a sí misma, por lo que ella depende de los mismos organismos (Caponi, 2017: 8).

Resumiendo: El punto de Caponi es, pues, señalar lo desacertado de interpretar que en la visión clásica de la teoría de la evolución los conceptos de adaptación y presión selectiva se entienden como independientes de los organismos y sus actividades de supervivencia y reproducción. Por el contrario, desde el mismo Darwin se entiende que los organismos, en su lucha por la existencia, son forjadores, responsables causalmente (seguramente unas veces más que otras), de sus propias presiones selectivas, en una suerte de influencia recíproca.[2] Más aún, Caponi enfatiza que ya el concepto de presión selectiva cobija el de actividad organísmica, pues es un sinsentido pensar una presión de selección sin organismos cuyas actividades permiten configurarla. Para Caponi, este error conceptual empuja a los científicos de la construcción de nicho a caer en el error categorial de otorgarle a esta última un carácter causal equivalente y alterno, tanto en el plano

[1] Se podría argumentar en contra de esta idea que recurrentemente, aunque no invariablemente, deben existir variantes en una población o linaje para que haya presiones selectivas. Como el mismo concepto de selección natural implica, se seleccionan unas variantes sobre otras (se seleccionan las variantes de cactus que retienen mejor la humedad en el desierto sobre las que lo hacen menos). Pero también puede haber presión selectiva cuando no existen variantes y el ambiente presiona a la población homogénea: si la población de cactus posee la misma capacidad de retención de humedad aún es permitido decir que hay una presión del entorno sobre los organismos que retienen agua. De haber una sequía excesivamente prolongada en donde ningún cactus de esa población o linaje hubiese sobrevivido, diríamos, creo yo correctamente, que la selección natural fue la causa de su eliminación (de hecho, incluso si hubiesen variantes hubiese sido irrelevante).

[2] En otros lugares sostengo que la construcción de nicho opera mediante causalidad multinivel, es decir, involucra relaciones de causa recíproca entre diversas entidades a diversos niveles de organización y a diferentes escalas de tiempo. Concedo el punto a Caponi en el sentido que la construcción de nicho se subsume causalmente a la selección natural, es decir, que ella es una configuradora, junto con otros factores, de las presiones selectivas. En este sentido, no vería problema en construir modelos que subsuman a la construcción de nicho a la selección natural, toda vez que entiendo a esta última como un proceso causal multinivel (Martínez y Esposito, 2014; Casanueva y Martínez, 2014).

epistemológico como ontológico, al de la selección natural. Más bien, según el autor, la construcción de nicho se subsume, explicativamente, a esta última. Este error categorial y todas sus implicaciones, lamentablemente, se encuentran a lo largo de la extensa literatura sobre la construcción de nichos.

3. La construcción de nicho como un proceso evolutivo negado en la *síntesis moderna*

En un artículo reciente que ha desatado gran polémica, Gupta *et al.* (2017) se dan a la tarea de refutar los puntos centrales y propuestas de la construcción de nicho: coinciden con Caponi en que la construcción de nicho no es equiparable con la selección natural, afirman además que ella no es un cuerpo extensivo de teoría formal y muestran que no ha sido negada en la teoría evolutiva clásica. En esta sección me concentro en esta última crítica.

Como mencioné arriba, Odling-Smee *et al.* (2003) titulan su libro, canónico para el tema, "Niche construction: the neglected process in evolution". La acusación expresada en este título, que la construcción de nicho ha sido "negada", ignorada, en la teoría clásica de la evolución es repetida de manera recurrente en los diversos trabajos en el tema. Desafortunadamente, como señalan Gupta *et al.* (2017) esta falta está muy lejos de ser cierta (ver también Caponi, 2017):

> Even if we take a narrower definition of niche construction, as opposed to "niche changing", as suggested by Dawkins (2004) and Brodie III (2015), it is hard to agree with the claim of "neglect" (…) the argument that SET [Standard Evolutionary Theory] has tipically avoided incorporating a perspective wherein organims can shape selective pressures, for themseves and for other species, by altering the environment does not really stand in the face of the evidence, as we shall show below (Gupta *et al.*, 2017: 7).

Gupta *et al.*, enumeran una gran cantidad de ejemplos en donde los conceptos básicos de la construcción de nicho están presentes y, en algunos casos, suficientemente desarrollados en la literatura clásica. Por ejemplo, señalan cómo el mismo núcleo de la teoría de la evolución clásica descansa en la idea malthusiana de lucha por la existencia, en donde los individuos modifican su entorno como consecuencia de su alimentación y reproducción, ejerciendo una influencia cau-



sal directa sobre las mismas presiones de selección que los afectan. Para Gupta *et al.,* esto es un obvio ejemplo de construcción de nicho tal y como la definen sus teóricos. Ahora, no sólo esta idea medular de la teoría clásica subsume a la construcción de nicho, Gupta *et al.* (2017: 8) advierten: "Phenomena that are now sought to be highlihted under the label of niche construction have been extensively incorporated into explanations of various ecological and evolutionary processes for well over the last 100 years".[3] Dichos autores enlistan modelos de fenómenos poblacionales de regulación dependientes de la densidad y sus mecanismos de estructuración vía dinámicas predatorias y de competencia, como los revisados por Kingsland (1982) y los de Quetelet, por ejemplo. Igualmente, señalan el trabajo clásico de Fisher, ubicado al mismo centro de la teoría clásica de la evolución, como uno que coincide con lo que se entiende como construcción de nicho:

> Another striking example of an NC perspective at the very core of set is to be found in Fisher's (1918) conceptualization of the rest of the genome, including its allelic homologue, as constituting part of the environment of a focal allele at a given locus (Edwards 2014). Indeed, Fisher (1941) explicitly recognized that evolutionary change of allele frequency of the focal allele due to selecion tipically led to a change in the environment, including the "genomic environmnet", in a manner that altered fitness of and, therefore, selection pressures on, the focal allele (discussed in Frank, 1995). (Gupta *et al.*, 2017: 9).

Gupta y colaboradores reseñan otra serie importante de trabajos teóricos realizados a lo largo del siglo que coinciden con la construcción de nicho, como por ejemplo los de especiación simpátrica (Maynard Smith, 1966; Rausher, 1984; Diehl y Bush, 1989). Igual con trabajos empíricos, en laboratorio, donde los experimentadores imponen presiones de selección sobre poblaciones, de *Drosophila* por ejemplo, y observan sus respuestas evolutivas:

> In a study Borash *et al.* (1998) detailed how the reducing food and increasing nitrogenous waste levels in the deteriorating environment of a crowded cul-

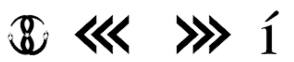
[3] Piense por ejemplo en la carrera armamentista depredador-presa, en donde las patas del antílope se van especializando para hacer frente a la velocidad del guepardo. De la misma manera hay especialización de las patas del guepardo para ajustarse a la velocidad del antílope. Las carreras armamentistas son una fuente tradicional de ejemplos de selección natural en donde hay una mutua influencia de los organismos y el nicho que habitan. ¿Por qué no podríamos considerar esto como construcción de nicho?



> ture vial resulted in temporally varyong selection pressures within a generation. This pattern of changing selection pressures within a generation, in turn, mediated the evolution of a polymorphism, with early-developing larvae being faster feeders and late-developing larvae being more waste tolerant. These temporal changes in the environment, and the selection pressures affected, were directly caused by tech activities of the feeding and excreting larvae (Gupta *et al.*, 2017: 11).

Estudios similares han sido subsecuentemente realizados por Sarangi *et al.*, (2016). Lo que Gupta *et al.*, resaltan aquí, es que la perspectiva adoptada en los experimentos incorpora la forma en la que las propias actividades de la larva alteran el ambiente y, a su turno, modifican las presiones selectivas a las que se enfrentan. Estas presiones, a su vez, interactúan con otros aspectos del entorno produciendo variantes en las trayectorias evolutivas de los organismos (Gupta *et al.*, 2017: 11). De la misma forma, muchos estudios de campo (*in the wild*) acerca de cómo los organismos se influyen mutuamente en sus presiones selectivas y su evolución son recurrentes en la literatura desde finales del siglo XIX, como lo reseña Thompson (1994, 2005).

En suma, una enorme lista de trabajos y autores mencionados por Gupta *et al.*, evidencia que el tema de la construcción de nicho ha estado presente, de forma importante, en la literatura clásica. En este sentido, si bien el término "construcción de nicho" puede reclamarse como reciente en la biología, las ideas centrales de la teoría son de vieja data y han estado presentes en la biología evolutiva a lo largo del siglo XX. Aunque alguien podría aducir que esta es una crítica menor, no lo es tanto si se repara que uno de los argumentos mediante el cual los científicos de la construcción de nicho pretenden incluirla en la síntesis extendida es precisamente que esta ha sido "negada", obviada, ignorada de la teoría clásica de la evolución darwiniana y que reconsiderar su importancia da un vuelco a la forma en que entendemos la evolución. Los trabajos señalados (y no exhaustivos) por Gupta *et al.*, muestran la equivocación de sostener dicha negación, dejando sólo espacio para defender, a lo sumo, que la construcción de nicho, aunque atendida, no ha sido suficientemente reconocida en la literatura. Pero esta afirmación, al igual que sus consecuencias teóricas y empíricas, es muy diferente a la que se desprende de señalarla como un tema negado y/o ignorado por la biología evolutiva hasta años recientes.



4. Representando gráficamente a la teoría clásica de la evolución *vs* la construcción de nicho

Una de las gráficas, considerada canónica, para representar la diferencia entre la teoría clásica de la evolución y la construcción de nicho es la presentada en la Figura 1 (e.g. Laland *et al.*, 2000; Odling-Smee, 2010: Laland y O'Brien, 2011).

Odling-Smee (2010) explica el contraste de las dos figuras de la siguiente forma:

> In the MS (figure 1) natural selection pressures in autonomous environments, E, act on populations of diverse phenotypes to influence which individuals survive and reproduce and pass on their genes to the next generation through a single inheritance system, genetic inheritance. The adaptations of organisms are therefore consequences of autonomous selection pressures molding organisms to fit preestablished environmental templates. The templates are dynamic because processes that are independent of organisms change the environments to which organisms have to adapt, yet the changes that organisms bring about in their own environments are seldom thought to have evolutionary significance.

Sin embargo, dado que los organismos a través de su metabolismo, movimiento, comportamiento y elecciones, parcialmente crean y parcialmente destruyen sus ambientes, transforman las presiones selectivas que actúan sobre ellos mismos. Estas actividades, ausentes en la teoría clásica de la evolución, como se muestra en la gráfica (a), deben ser incorporadas como construcción de nicho, generando una nueva gráfica (b) para representar la evolución:

> When niche construction is added to the MS, it extends the "Synthesis." The evolution of organisms now depends on natural selection and niche construction (figure 1 (b)). The transmission of genes by ancestral organisms to their descendants is influenced by natural selection, as in figure 1 (a). However, selected habitats, modified habitats, and modified sources of natural selection in those habitats are also transmitted by those same organisms to their descendants through a second general inheritance system, *ecological inheritance*. Ecological inheritance com- prises the inheritance of selection pressures previously modified by niche- constructing organisms in an external environment (Odling-Smee *et al.*, 2003). In NCT, the selective environments of organisms are therefore partly determined by independent sources of natural selection,

Figura 1. Usada por los teóricos de la construcción de nicho para representar la evolución desde (a) la teoría clásica de la evolución y desde (b) la teoría de la construcción de nicho (Tomada de Odling-Smee, 2010).

for instance, by climate, or physical and chemical events, as usual. They are also partly determined by what organisms do, or previously did, to their own and each other's environments, by niche construction.

Esta gráfica refleja claramente cómo es que la teoría clásica de la evolución entiende, según los teóricos de la construcción de nicho, a la adaptación: una relación de independencia del entorno frente a los organismos que lo habitan. También se evidencia la equiparación causal entre la selección natural y la construcción de nicho. Pero más allá de estas críticas, tratadas arriba, me interesa aquí llamar la atención sobre varias confusiones que se desprenden de las representaciones plasmadas en la gráfica.

a) *El tiempo de acción de la selección natural y de la construcción de nicho*

En la figura (a) hay una flecha que va del ambiente *E* al acervo genético (*gene pool*) en una población de fenotipos. Sin embargo, se obvia un paso importante de la acción de la selección natural: esta actúa directamente sobre individuos e indirectamente sobre genes (Mayr, 2002; Okasha, 2006; Martínez y Moya, 2011). Luego la flecha de la SN no puede ir directamente sobre genes soslayando los fenotipos de los organismos. Este no es un asunto menor, toda vez que entre fenotipos y *pool* genético hay una relación compleja (tanto en sentido ontogenético como de ciclo de vida), además de un lapso de tiempo digno de considerar, por lo que representar al tiempo como estático, instantáneo, en *Et*, genera confusiones. Este asunto no mejora en la figura (b), pues en el mismo tiempo *t* no sólo hay influencia del entorno *E*, mediante la selección natural sobre fenotipos y genotipos, también hay influencia de los genotipos sobre el entorno mediante la construcción de nicho (todo en tiempo *t*).

b) *La independencia del ambiente frente a los organismos*

La gráfica (b) introduce una flecha que va de *Et* a *Et+1*, representado la herencia ecológica. Esta flecha resulta extraña si, siguiendo a la misma teoría de la construcción de nicho, no puede haber ambiente sin involucrar a los mismos organismos que lo habitan (el entorno tiene que corresponder a algo, el entorno es tal si



lo es de algo). Sin embargo, la zona sombreada que agrupa a *Et* y *Et+1* sugiere que el ambiente está separado de los organismos (fenotipos) y de los genotipos, indicando a la vez que hay una herencia estrictamente ecológica independiente de ellos (los organismos). Esta independencia del entorno y de la herencia ecológica de los organismos, sugerida por la gráfica, contraría la imbricación y codeterminación causal que los defensores de la construcción de nicho enfatizan. La flecha puntuada que representa a la construcción de nicho que va del acervo genético a *E* no suple esta falencia.

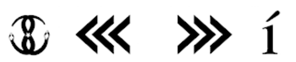
c) *Una línea causal adicional*

Podría proponerse que la línea punteada de la construcción de nicho vaya desde genes (y fenotipos) a *Et+1* y no a *Et,* a la vez que se elimine de la gráfica la línea sólida que va de *Et* a *Et+1* y que representa a la herencia ecológica. De esta forma se pueden aunar, mediante la nueva línea diagonal, dos conceptos (construcción de nicho y herencia ecológica) que no es claro que se puedan (ni se quieran) disociar desde la teoría de construcción de nicho. Ellos aparecen claramente disociados en la figura (b), pero indisolublemente imbricados en el concepto de herencia de nicho "niche inheritance" defendida por Odling-Smee (2010).

Más allá de la afirmación de que es natural que un modelo, una representación o una gráfica de un fenómeno tengan que dejar algunos aspectos de lado y enfatizar otros (aquellos que encuentra más importantes del fenómeno a representar), también es cierto que todo modelo o representación está sujeto a mejoras, a la vez que debe ser lo más claro posible para evitar confusiones que se pueden desprender de los mismos. Con ánimo constructivo, en esta sección me concentré en señalar algunos puntos que, a mi modo de ver, requieren aclaración sobre una figura frecuente de la literatura construcción de nicho, usada para representarla como superior a la teoría evolutiva clásica.

5. Conclusiones

La construcción de nicho es un fenómeno ubicuo en la naturaleza, su importancia en la evolución es innegable. Sin embargo, como expuse a lo largo de este capítulo, existen argumentos para sostener que varios de los pilares de dicha teoría



descansan o bien en ciertas confusiones conceptuales, como su equiparación causal con la selección natural o la acusación de que la síntesis moderna ve a los individuos pasivos ante el ambiente, o bien en exageraciones y distorsiones, como la afirmación de que la construcción de nicho fue un proceso deliberadamente negado e ignorado en la teoría evolutiva del siglo XX. Asimismo, es posible señalar algunas confusiones de interpretación que se desprenden de la gráfica canónica usada para modelizar (de forma estándar) a la construcción de nicho frente a la síntesis moderna. Con ánimo crítico y constructivo, este capítulo invita a los defensores de la construcción de nicho a realizar precisiones y aclaraciones que pueden redundar en una mejor comprensión de la teoría, sus alcances reales y su lugar en la biología evolutiva.

Referencias

Anton, S.; Potts, R.; Aiello, L. (2014). Evolution of early Homo: an integrated biological perspective. *Science* 345 (6192).

Borash, D.; Gibbs, A.; Joshi, A.; Mueller, L. (1998). A genetic polymorphism maintained by selection in a temporally varying environment. *The American Naturalist* 151: 148-156.

Brodie iii, E. (2005). Caution: niche construction ahead. *Evolution* 59: 249-251.

Callahan, B.; Fukami, T.; Fisher, S. (2014). Rapid evolution of adaptive niche construction in experimental microbial populations. *Evolution* 68 (11): 3307-3316.

Caponi, G. (2013). Teleología naturalizada. *Theoria* 76: 97-114.

Caponi, G. (2016). Subordinación explicativa de la construcción de nichos a la selección natural. *Filosofia e Historia da Biologia*, 11 (2): 203-220.

Caponi, G. (2017). Sobreestimación epistemológica de la construcción de nicho. *Metatheoria,* 8(1): 12-144.

Casanueva, M., Martínez, M. (2014). Marcos causales y síntesis teóricas en biología. *Acta Scientiae* 16 (2): 330-344.

Dawkins, R. (2004). Extended phenotype – but not too extended. *Biology & Philosophy* 19: 377-396.

Diehl, S., Bush, G. (1989). The role of habitat preference in adaptation and speciation. En: *Speciation and its consequences* (Otte E, Endler, J Eds.). Sinauer.



EDWARDS, A. (2014). Fisher's gene-centered view of evolution and the Fundamental Theorem of Natural Selection. *Biol. Rev.* 89: 135-147.

FISHER, R. (1918). The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. R. Soc. Edin.* 52: 399-433.

FISHER, R. (1941). Average excess and average effect of a gene substitution. *Ann Eugen.* 11: 53-63.

FRANK, S. (1995). George Price's contributions to evolutionary genetics. *Journal of Theoretical Biology* 175: 373-388.

GUPTA, M., Prasad, N., Dey, S., Joshi, A., Vidya, T. (2017). Niche construction in evolutionary theory: the construction of an academic niche? *Journal of Genetics* 96 (3): 491-504.

KINGSLAND, S. (1982). The refractory model: the logistic curve and the history of population ecology. *Quarterly Review of Biology* 57: 29-52.

LALAND, K., Odling-Smee, J., Feldman, M. (2000). Niche construction, biological evolution, and cultural change. *Behavioral and Brain Sciences* 23 (1): 131-146.

LALAND, K., O'Brien, J. (2011). Cultural Niche Construction: An Introduction. *Biological Theory* 6 (3): 191-202.

LALAND, K., Matthews, B., Felmand, M. (2016). An introduction to niche construction theory. *Evolutionary Ecology* 30: 191-202.

MARTINEZ, M., Esposito, M. (2014). Multilevel Causation and the Extended Synthesis. *Biological Theory* 9 (2): 209-220.

MARTINEZ, M., Moya, A. (2011). Natural selection and Multilevel Causation. *Philosophy and Theory in Biology* 3e: 202.

MAYNARD SMITH, J. (1966). Sympatric speciation. *The American Naturalist* 100: 637-650.

MAYR, E. (2002). *What Evolution Is*. Basic Books.

ODLING-SMEE, J. (2010). Niche Inheritance. En: *Evolution. The Extended Synthesis*. (Pigliucci M & Müller G Eds). MIT Press.

ODLING-SMEE, J., Laland, K.N., Feldman, M. (2003). *Niche Construction: The neglected Process in Evolution*. Princeton University Press.

OKASHA, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Oxford University Press.

RAUSHER, M. (1984). The evolution of hábitat selection in subdivided populations. *Evolution* 38: 596-608.



SARANGI, M., Nagarayan, A., Dey, S., Bose, J., Joshi, A. (2016). Evolution of increased larval ability in Drosophila melanogaster without increased larval feeding rate. *Journal of Genetics* 95: 491-503.

THOMPSON, J. (1994). *The coevolutionary process*. The University of Chicago Press.

THOMPSON, J. (2005). *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press.

WEST-EBERHARD, M.J. (1998). Adaptation: current usages. En: *Philosophy of Biology* (Hull, D & Ruse, M Eds). OUP.

PARTE III

El nicho biocultural humano: un concepto para estudiar la evolución humana

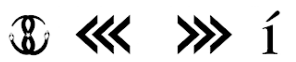
Bernardo Yáñez Macías Valadez*

Resumen: Recientemente en el ámbito de las discusiones evolucionistas se ha sugerido la ampliación de la teoría evolutiva contemporánea a través de la síntesis evolutiva extendida. Aquí se propone un marco teórico integrado para el estudio de la evolución humana, el cual se compone principalmente por teorías, modelos y conceptos provenientes de la biología evolutiva y de la antropología. Con base en este marco de referencia se propone y analiza el concepto de "nicho biocultural humano" como una herramienta metodológica y epistemológica para una aproximación constructivista de la evolución de nuestra especie y de sus ancestros. La base de esta propuesta está en la consideración de la teoría de construcción de nicho que concibe la relación organismo-ambiente como un proceso dinámico y multidireccional. Para el caso específico de la evolución humana esta forma de enfocar el proceso representa una alternativa al todavía hegemónico enfoque adaptacionista. Se plantea entonces una aproximación que relaciona las perspectivas científicas con las humanistas de cara a un mejor entendimiento de la evolución de nuestro linaje.

1. Introducción

El punto de arranque para la propuesta que aquí se establece parte de la premisa de que el fenómeno humano en sus diferentes facetas e instancias es un asunto complejo que no puede ser explicado de manera simplista. En particular, con respecto a la evolución de nuestra especie, las controversias han sido y siguen siendo profundas y relevantes. En ese sentido, los recuentos teóricos adaptacionistas no son capaces de generar explicaciones que den cuenta de rasgos característicos de la conducta humana que tienen una clara naturaleza biocultural. Preguntas de investigación sobre la evolución del lenguaje, la tolerancia a la lactosa, la resistencia de la malaria a través de la anemia falciforme, la domesticación de plantas

* Dirección de Antropología Física, INAH.



y animales y la compleja cognición de los humanos, entre otras cosas, no pueden explicarse únicamente bajo el enfoque seleccionista; ya que éstas conductas no son sólo resultado de la selección natural, sino también de otros mecanismos evolutivos. Uno de los que destacan en el análisis del proceso de hominización es la construcción de nicho; a partir de la cual propongo el concepto de *nicho biocultural humano* como una herramienta metodológica y epistemológica para aproximarse a un estudio constructivista de la evolución humana. De esa propuesta también se deriva la noción de que algunas partes del conjunto de nichos construidos por nuestros ancestros, en donde se incluyen no solo los de los homininos sino también los de los homínidos —llamados hominoideos en ciertas clasificaciones—, son parte constitutiva del nicho biocultural humano (NBH). Postulo, entonces, que para abordar estos aspectos desde el punto de vista epistemológico es necesario un marco teórico integral compuesto por la articulación de enfoques científicos y humanistas.

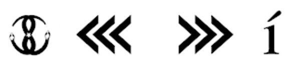
De manera que, entre las principales corrientes contemporáneas de pensamiento que contrastan entre sí al respecto de la teoría evolucionista existe controversia por la forma en que se conceptualiza la relación dinámica y sistémica entre organismo y ambiente. Desde la perspectiva de la *Síntesis Moderna* (SM) prevalece una tendencia por analizar las respuestas del organismo como una consecuencia de los efectos que generan las modificaciones ambientales en un sentido muy amplio. Generalmente se percibe esta relación de una manera unidireccional: el ambiente modifica al organismo, mientras que el segundo solo se adapta al primero. Por el contrario, desde la mirada de la *Síntesis Evolutiva Extendida* (SEE) se defiende una visión en la que la relación organismo-ambiente no está determinada fundamentalmente por la segunda dimensión, sino que ambas son parte de una dinámica interactiva/relacional, en la cual en la medida en que el organismo modifica el ambiente, asimismo, este último, moldea al organismo a través de su desarrollo ontogenético. Si dichas modificaciones o características particulares del ambiente persisten en el tiempo entonces éstas no sólo afectan al organismo y la población de la que es parte, sino también al conjunto de comunidades que conformarán la especie a través del tiempo evolutivo. Esta segunda descripción del proceso de evolución y de la relación organismo-ambiente es la que se conoce como la *Teoría de Construcción de Nicho* (TCN) (Odling-Smee *et al.*, 2003).

Para el caso específico de la hominización hay que apuntar que esta forma de comprender el proceso tiene como base la integración de la biología evolutiva con la antropología. En este marco se propone no solo la extensión teórica a través de hipótesis y modelos provenientes de la biología evolutiva y del desarrollo, sino que la antropología cuenta también con estrategias analíticas para incrementar el potencial explicativo de una teoría evolucionista contemporánea. Herramientas como la etnografía y la historia, además de la lingüística y la antropología biológica son cruciales para esta ampliación e integración de la perspectiva evolutiva contemporánea (Fuentes y Wiessner, 2016).

2. Un marco integrador

Una aproximación integral a la evolución humana a partir de la noción de construcción de nicho engloba sistemas de retroalimentación dinámicos en múltiples niveles; incorpora procesos sociales, materiales, ecológicos, fisiológicos y demográficos; y proporciona un espacio para vincular la investigación relacionada con la evolución del género *Homo* con propuestas teóricas y metodológicas en la(s) antropología(s) cultural, biológica y lingüística (Descola, 2013; Fuentes y Wiessner, 2016; Fuentes, 2015; Sterelny, 2012). Un enfoque de este tipo, en el que se intenta establecer y definir al nicho humano, considera interacciones sociales complejas, características de las relaciones interindividuales de los humanos y de algunos de sus ancestros; intercambios económicos y culturales entre grupos sociales; procesos dinámicos de organización social tanto al interior del grupo como en comunidades más extensas, todos éstos, entre otros, factores relevantes del proceso evolutivo. Así, para la propuesta del NBH deben relacionarse aspectos relativos a los procesos selectivos —incluyendo la deriva genética y el flujo génico como factores de su historia natural— con una visión inclusiva de los procesos hereditarios, donde destacan la herencia genética, epigenética, conductual y simbólica (Jablonka y Lamb, 2005).

En este contexto, resulta interesante recuperar las reflexiones de Odling-Smee y colaboradores (2003) en torno a que la omisión de la construcción de nicho —o de la relación bidireccional entre organismo y ambiente— desde la SM, además de limitar nuestra comprensión del proceso evolutivo, también dificulta la integración de la biología evolutiva con algunas otras disciplinas adyacentes.



En concreto aquí interesa el caso de la antropología que, a mi juicio, ha quedado relativamente al margen de las investigaciones sobre evolución humana. Por ello, la SEE es un marco teórico que puede permitir un diálogo propositivo entre la biología y la antropología, lo cual ha sido infructuoso teniendo como marco de referencia a la SM (Fuentes, 2015).

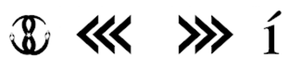
Tomando como base las ideas descritas anteriormente, Fuentes (2015: 303) propone una integración teórica que permite abordar elementos como "las herramientas de piedra, la semiótica, la enseñanza y el aprendizaje que son considerados elementos clave de las dimensiones conductual, morfoanatómica, arqueológica, cultural, material y etnográfica, y representan una forma de aproximación al nicho humano". Por otro lado, este autor aborda también este último concepto ("nicho humano") para tratar de utilizarlo como una categoría de análisis dentro del estudio de la evolución de nuestra especie y sus ancestros. Señala que fue hace alrededor de unos dos millones de años que el linaje humano experimentó claramente cambios morfológicos, conductuales y cognitivos con los que forjó nuevos nichos que al mismo tiempo moldearon a ese organismo. El autor establece, por ello, que una manera apropiada para discutir la evolución de nuestro linaje requiere de un marco teórico integral en el que los procesos anatómicos, fisiológicos, sociales, semióticos y cognitivos puedan ser analizados como parte sustancial de su historia evolutiva. Para lo que señala la necesidad de diálogo entre la teoría evolutiva contemporánea y la antropología; de acuerdo con sus ideas es preciso ampliar el repertorio conceptual y metodológico —es decir, el marco teórico de ambas perspectivas— para tratar de acceder a un mejor entendimiento "del cognitivamente sofisticado género *Homo* y los diversos tipos de nichos creados y ocupados por los homininos durante el Pleistoceno" (Fuentes, 2015: 303).

La propuesta de este autor se inserta justamente en la intersección entre las perspectivas humanistas y evolucionistas, la cual plantea un diálogo entre estas ramas del conocimiento para poder aproximarse a la evolución de nuestra especie. Una premisa fundamental de su propuesta enfatiza que la vida humana en sus diferentes instancias se encuentra inmersa en un conjunto de relaciones y asociaciones con otros individuos del grupo y de otras especies. Este aspecto es fundamental en nuestro intento por generar modelos de explicación sobre la evolución del género *Homo*. Por otro lado, el autor critica la visión simplista del enfoque optimizador o adaptacionista; aproximación que no considera que las

relaciones sociales de los homininos y de los primates en general obedezcan a interacciones complejas sujetas a la dinámica particular de las redes sociales que tienen efectos de manera multidimensional. Esto quiere decir que en algunas interacciones grupales un macho puede jugar el papel dominante, mientras que en otras se subordina al resto del grupo. Las relaciones sociales en los grupos de primates humanos y no humanos —y en muchas otras especies animales— son cambiantes y obedecen al contexto próximo, no están determinadas y tampoco son invariables.

Como ya he tratado de hacer evidente, aquí se establece la necesidad de enfocar el estudio de lo humano a partir de un marco de referencia que busca integrar diversos aspectos teóricos, conceptuales y metodológicos. Por un lado, con base en la propuesta clásica de Franz Boas, se establece un enfoque integrado al interior de la antropología, que hace referencia a la noción de la "antropología-de-los-cuatro-campos" (*four-field-anthropology*). Esta perspectiva enfatiza la importancia que tiene el diálogo entre las diferentes disciplinas antropológicas, en especial la historia y la etnografía que han sido las orientaciones que menor relación han tenido con las investigaciones evolucionistas. La lingüística, la arqueología y la antropología biológica desde mediados del siglo pasado se han involucrado en algún sentido con este enfoque. Por ejemplo, la paleoantropología y la primatología son subdisciplinas de la antropología biológica que han contribuido a establecer modelos de evolución humana con cierto éxito. Asimismo, la biolingüística es una aproximación a la evolución del lenguaje que tiene en el centro de sus objetivos esclarecer los fundamentos biológicos de esta capacidad y su relación con la dimensión social. Por su parte, la arqueología a través del estudio de la cultura material, por un lado, y de la bioarqueología, por el otro, ha generado recuentos evolutivos al respecto de la conducta humana. Así, la visión *neoboassiana* recupera el argumento central de la corriente antropológica liderada por Boas como la más pertinente estrategia para estudiar los complejos fenómenos bioculturales de nuestra especie. Recientemente, Fuentes y Wiessner (2016) han reunido a algunos estudiosos de la antropología para discutir estos asuntos de cara a la ampliación de la perspectiva evolucionista y su relación con la antropología.

En segundo término, recupero la noción de la integración de la biología evolutiva con la antropología en general. Este proceso de interacción entre diferentes campos del conocimiento tiene su origen en las discusiones derivadas de



la postulación de la SM y de la nueva antropología física (Washburn, 1951). El resultado de esta relación epistemológica trajo como consecuencia la necesidad de ampliar el marco teórico de ambos campos para enfocar y realizar preguntas de investigación mejor estructuradas. Si bien puede considerarse la década de los 50 del siglo pasado como el momento en donde esta interacción se cristaliza, no es sino hasta la primera década de este siglo que la ampliación de la teoría evolutiva abre la puerta para estudiar la evolución biocultural de nuestra especie. Asimismo, es en el contexto de la antropología biológica contemporánea que la consideración de la SEE comienza a discutirse como una herramienta heurística pertinente no solo para esta disciplina sino para la antropología en su conjunto. Es justamente este horizonte teórico el que refleja una aproximación integral a la evolución humana.

3. Una visión antropológica respecto de la teoría de construcción de nicho

> El organismo influye en su propia evolución, al ser tanto el objeto de la selección natural como el creador de las condiciones de esa selección (Levins y Lewontin 1985: 106).
> [Traducción del autor].

En años recientes se ha evidenciado que las investigaciones relacionadas con el proceso de hominización se han enfrentado con una serie de problemas teóricos al tratar de establecer un marco unificado para abordar la evolución biológica y cultural. La distinción histórica entre los aspectos biológicos y culturales ha fortalecido la idea, errónea a mi juicio, de que estas dos dimensiones son ontológica, epistemológica y metodológicamente aislables. Así, la biología evolutiva ha sido la que se ha encargado con mayor énfasis de la faceta biológica de la evolución humana; mientras que la antropología en general ha enfocado sus esfuerzos, entre otras cosas, al estudio de la evolución cultural. Como es evidente esta distinción ha generado más desacuerdos que encuentros entre estas dos ramas del conocimiento. Es interesante señalar que en este proceso de distanciamiento entre los enfoques evolucionistas —centrados principalmente en los aspectos

biológicos— y los humanistas —fundamentados en los elementos culturales— (Fuentes y Wiessner, 2016) ha quedado a medio camino la antropología física o biológica. Esta última se ha interesado tanto por una como por la otra orientación, con lo que ha buscado implementar un enfoque *biocultural* (Marks, 2012), en el que estas dos dimensiones subyacentes a la naturaleza humana son concebidas así: de una manera entrelazada. Como consecuencia de ello esta disciplina —o al menos algunas corrientes de ella— se ha preocupado por mostrar teórica y empíricamente la imposible separación de estas dos facetas constitutivas de los humanos. De acuerdo con Marks, se puede establecer que "si no abordamos los aspectos culturales de la evolución humana, seremos incapaces de aproximarnos a los fundamentos reales de sus orígenes. El hecho de no hacerlo así —como ha sucedido con el neodarwinismo y la síntesis moderna— explica el por qué las teorías biológicas reduccionistas sobre la evolución humana generalmente son rechazadas por la antropología" (Marks, 2012).

Así, algunos biólogos evolutivos han privilegiado los principios y presupuestos de la SM para abordar la evolución de nuestra especie. Mientras que otros —en donde se incluyen biólogos del desarrollo y moleculares, genetistas, antropólogos biológicos, lingüistas y filósofos— consideran que las herramientas teóricas y metodológicas que ofrece la SEE son complementarias y pertinentes para implementarse en el estudio de la evolución biocultural de *Homo sapiens*. (Laland *et al.*, 2015; Sterelny, 2007). Esto último es importante de cara a una perspectiva epistemológica que integra los enfoques evolucionistas y humanistas, o dicho de otro modo: que promueve el encuentro entre la biología evolutiva y la antropología —no sólo la antropología biológica, sino también la lingüística, la etnografía, la arqueología y la historia. Con ello en mente y siguiendo las interesantes ideas de algunos especialistas puede sugerirse "una reintegración del enfoque antropológico, con un énfasis en la construcción de nicho a través de los postulados de la SEE (Laland *et al.*, 2014), lo que puede facilitar un mejor entendimiento del (los) nicho(s) humano(s)" (Fuentes, 2015: 303) que, como ya he dicho, considero parte fundamental del proceso de hominización. Esto, en mi opinión, facilitaría o incrementaría el potencial explicativo de una teoría evolucionista que no se reduce a la selección natural como fuerza creadora y canalizadora a la vez, sino que incorpora en el relato del proceso evolucionista otro conjunto de mecanismos que parecen dar cuenta de una manera más certera de ciertos acontecimientos de la evolución humana.

Por su parte, autores como Sterelny (2012), Oyama *et al.* (2001) y Laland *et al.* (2015) han establecido que la teoría evolutiva y la biología evolutiva se encuentran en una circunstancia en la que es necesario un movimiento o desplazamiento teórico, en términos de reducir la importancia del enfoque optimizador y adaptacionista. Por lo que sugieren virar hacia una aproximación sistémica que incluya conceptos como: plasticidad, herencia inclusiva, selección multinivel, evolucionabilidad entre otros, para abordar y analizar los procesos e historias evolutivas. Dicho de otra forma, se trata de un enfoque más amplio que el neodarwinismo que, aunque subsume una parte importante del mismo, mueve la posición central de la selección natural del enfoque adaptacionista para incorporar otros mecanismos de similar relevancia.

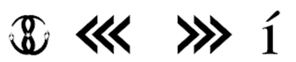
Con base en lo relatado anteriormente quiero profundizar en los contrastes que pueden apreciarse entre los presupuestos de la SM y los de la SEE. Con respecto a la primera de éstas, destaca la noción de que los organismos en desarrollo establecen relaciones adaptativas con el nicho de una sola manera (o dirección): por medio de la respuesta a eventos en su ambiente inmediato. Por el contrario, la TCN propone que los sistemas en desarrollo interactúan dinámicamente con su entorno a través de dos procesos distintos. En el primero de ellos, el organismo puede expresar rasgos fenotípicos —morfológicos, fisiológicos, conductuales, cognitivos— variables en respuesta a estados modificados del ambiente; por otro lado, el organismo puede cambiar *activamente* algunos aspectos del ambiente a través de la construcción de nicho. Esto último conlleva consecuencias importantes en la modificación del entorno que, en última instancia, terminan por acoplarse con los propios estados variables del organismo (Odling-Smee *et al.*, 2003). De acuerdo con esto, la modificación del propio ambiente para ajustarse a las condiciones es solamente otra manera en la que los organismos interactúan con su entorno; se trata de una más de las diversas formas en que organismo-ambiente interactúan y se modifican mutuamente (Odling-Smee, 2010: 192). El antecedente directo de estas ideas es Richard Lewontin, quien en 1983 a raíz de una crítica al enfoque adaptacionista estableciera que "los organismos no se adaptan a sus ambientes; sino que los construyen a partir de algunas partes del mundo externo" (Lewontin, 1983: 280).

Otro elemento que muestra las diferencias entre la perspectiva de la SM —con respecto a la relación organismo-ambiente— y la de la TCN es que la primera de

éstas espera que los organismos respondan solamente a las presiones de selección autónomas en su ambiente; es decir, perciben el proceso evolutivo desde una visión unidireccional: el ambiente modifica al organismo y, en ningún caso, al revés (Williams, 1992). De acuerdo con esto, la aproximación adaptacionista no concibe que los organismos puedan ser agentes o factores en sí mismos del cambio evolutivo. En contraste, la visión constructivista espera de hecho que los organismos por sí mismos sean causantes de cambios novedosos en el ambiente por medio de la activa modificación constante del nicho ecológico (Odling-Smee *et al.*, 2003). En otras palabras, la construcción de nicho puede dar lugar a novedades evolutivas si es que esta dinámica interactiva entre los organismos y el/los ambiente(s) persiste(n) en el tiempo.

Este trabajo se enfoca justamente en la propuesta del concepto de nicho biocultural humano, que desde el punto de vista de la antropología resulta crucial para el establecimiento de un enfoque, al mismo tiempo, antropológico y evolucionista. En este sentido, parece que una perspectiva biocultural de la evolución humana como la que establece Jonathan Marks (2011, 2012) puede reflejar claramente esta dual e indisociable relación entre lo cultural y lo biológico; lo cual no implica una dicotomía, sino un vínculo de mutua retroalimentación y co-construcción.

Así pues, a la modificación y remodelación de los espacios ocupados por los organismos y la mutua interacción entre organismos y ambientes se le llama construcción de nicho (Odling-Smee *et al.*, 2003). Esta modificación del entorno tiene efectos que van más allá del contexto inmediato del individuo, por lo que éstas presiones evolutivas actúan también en los descendientes de la especie en cuestión, pero también en otras especies no relacionadas biológicamente que, sin embargo, sí comparten el mismo nicho o paisaje ecológico. Este efecto que atraviesa no sólo al sujeto y su grupo social, sino al resto de organismos que comparten el entorno, se le conoce como herencia ecológica o de nicho (Odling-Smee *et al.*, 2003; Laland y O'Brien, 2011); la cual es una presión importante del proceso evolutivo, pero no necesariamente se inserta en la dimensión seleccionista o adaptacionista. La herencia ecológica, aunque conlleva aspectos biológicos relevantes es en realidad un proceso contingente a las condiciones locales del nicho que tiene una historia particular. Esto último es relevante ya que muestra la complejidad de abordar el asunto de la evolución humana desde un enfoque sistémico que pone en el centro del problema la relación multidireccional de la



interacción organismo(s)-ambiente(s). Con base en esto, "la construcción de nicho humana puede emerger de, al mismo tiempo que incide en, los sistemas ecológicos, los procesos genéticos, fisiológicos, del desarrollo y culturales (Kendal, 2012). Por lo que en el caso humano es posible establecer que se trata de un proceso guiado por medio de mecanismos de herencia biológica, ecológica, social y cultural (Odling-Smee *et al.*, 2003); es decir, por una herencia inclusiva (Jablonka y Lamb, 2005) en un contexto biocultural.

4. Un breve y acotado repaso al concepto de nicho en biología y en antropología

En el contexto de las aproximaciones evolucionistas contemporáneas un nicho es el contexto estructural, temporal y social en el que una especie existe. En este se incluyen el espacio, el clima, los nutrientes y otros factores físicos y sociales que son realizados a través de la experiencia y reestructurados por los organismos por medio de la interacción con competidores, colaboradores y otros agentes en el ambiente compartido (Wake *et al.*, 2009; Fuentes, 2015).

El concepto de nicho es una categoría clave en el desarrollo de la biología del siglo XX, deriva principalmente de los estudios enfocados a la ecología de la conducta y la biología de campo. Permite considerar aspectos relacionados con la estructura, conducta y estatus de un organismo dentro de su comunidad. Fue introducido por George E. Hutchinson a finales de los 50, como "nicho fundamental", "para describir las condiciones óptimas bajo las cuales un organismo puede vivir y reproducirse" (Bleed, 2006: 8). Por otro lado, Pianka (1978) apuntó que, además de las adaptaciones físicas, el nicho incluye también la dinámica de interacciones creada por la manera en que un organismo utiliza su ambiente. Es decir, para adaptarse a un nicho el organismo modifica su apariencia y su conducta y, con ello, transforma activamente su entorno. En este mismo contexto, Odum (1959: 27) definió al nicho ecológico como "el papel funcional del organismo dentro de su comunidad o ecosistema como resultado de las adaptaciones, respuestas fisiológicas y conductas específicas del organismo". Cain establece que el término nicho engloba diferentes aspectos, entre los que se incluye, "la consideración del hábitat que la especie ocupa como refugio, los lugares de apareamiento y otras actividades, los alimentos que ingieren y todas las demás características



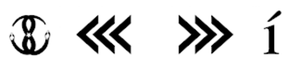


del ecosistema que ocupa" (1966: 47). Es importante decir que en tal momento histórico el concepto de nicho fue intercambiable en algunos contextos por las categorías de hábitat, biotopo, microambiente, entre otros.

Unos años más tarde, Downs y Bleibtreu (1969), desde las ciencias sociales, recuperaron el enfoque ecológico para establecer la noción de "nicho ecológico humano". De acuerdo con su análisis, la cultura debe verse como un conjunto de soluciones potenciales a un sinnúmero de ambientes. Consideraron que "equipados con el potencial de la cultura, nuestros ancestros fueron capaces de liberarse a sí mismos del interminable paso lento de la adaptación biológica y sobrevivir por medio de la adaptación cultural —es decir, crearon su propio nicho ecológico. El hombre no se especializó en un ambiente físico particular; sino que afinó el uso de la cultura como un escudo entre sí mismo y el entorno —incluso como un dispositivo para alterar a éste último" (1969: 56-57). Lo que es evidente, a partir de lo anterior, es que desde el punto de vista antropológico la idea del nicho ecológico humano incluye a la cultura como un factor determinante de su definición. De alguna manera el nicho ocupado por el humano y algunos de sus ancestros está atravesado por los diferentes elementos que constituyen la cultura del individuo y de su comunidad, además de la historia particular de dicho grupo social.

Otro aspecto interesante tiene que ver con las ideas de Simpson (1953) —uno de los más importantes teóricos evolucionistas del siglo pasado— por lo que es necesario señalar que este término (nicho ecológico humano) no se refiere exclusivamente a un aspecto territorial. Es prudente recordar que "de lo que estamos hablando aquí no es de un entorno físico o geográfico, sino de una zona adaptativa, que representa una característica particular de la relación organismo-ambiente, una forma de vida y no un lugar donde se lleva a cabo ésta" (Simpson 1953: 201-202). Es cierto que las ideas de Simpson están cimentadas en una visión funcionalista y primordialmente adaptacionista, sin embargo, no hay que perder de vista su señalamiento. Para el caso de la evolución humana este matiz es crucial, ya que el nicho humano está compuesto no sólo por otros individuos que conforman el grupo social, sino incluso por otras especies, artefactos, instituciones, símbolos, entre otros aspectos que constituyen lo que he llamado el *nicho bicultural humano*.

En relación con las aproximaciones humanistas respecto de la evolución humana, y en particular con la antropología, el concepto de nicho ecológico ha sido utilizado de diferentes maneras; por ejemplo, como una parte especializada



de la sociedad humana, como sinónimo de cultura o como un segmento o parcela de un hábitat (Hardesty, 1972). Sin embargo, en años recientes su uso y definición se han refinado para ser considerado en el estudio evolutivo de nuestra especie. Es claro que en el marco de la SEE el término tiene un espacio central al ser parte fundamental de una de las teorías que conforman esta visión amplificada del proceso evolutivo: la teoría de construcción de nicho, y más específicamente, la noción de construcción de nicho humana. En este sentido hay algunos investigadores que han intentado incursionar en este ámbito al establecer una perspectiva relacionada con la construcción de nicho humana (O'Brien *et al.*, 2012; Gerbault *et al.*, 2011; Laland y Brown, 2006; Sterelny, 2012; Sterelny y Hiscock, 2014), también han hablado de la construcción del nicho cultural (Laland y O'Brien, 2011; Kendal, 2012; Smith, 2011). Es importante considerar lo anterior, sin embargo, a mi juicio, antes de tener una teoría de construcción de nicho humana es necesario esclarecer el término de nicho humano y, aún más importante, clarificar el concepto de *nicho biocultural humano*.

5. El nicho humano

Para tratar de elaborar lo relatado en las últimas líneas recupero dos trabajos de antropólogos contemporáneos que plantean una visión teórica de este concepto. Estos autores más allá de centrarse en la construcción de nicho están preocupados por definir, aunque sea operativamente, al "nicho humano". A través de una revisión más o menos profunda de la bibliografía especializada me he encontrado con que en muchos casos, como los referidos anteriormente, los trabajos publicados elaboran algunas ideas y argumentos al respecto de la construcción de nicho humana, sin embargo, son pocos los autores que de manera específica abordan el concepto de nicho humano. Peter Bleed y Agustín Fuentes son los autores en los que he encontrado un interés por clarificar este concepto. El primero de ellos, con su trabajo *Living in the human niche* (Bleed, 2006) plantea una visión en la que destaca que una parte crucial del desarrollo de las sociedades humanas ha ido acompañado de la relación con otras especies de plantas y animales. La agricultura, en ese sentido, es quizás el ejemplo más emblemático. A partir de ahí el autor señala que desde la biología evolutiva ha habido un interés por plantear explicaciones relacionadas con estos fenómenos basadas en un enfo-

que co-evolutivo. El argumento es simple: existe una ventaja adaptativa resultado de la relación entre los individuos de un grupo humano con el tipo de plantas que cosechan y los animales que reproducen, dicha ventaja adaptativa se explica como consecuencia de procesos acoplados entre los organismos en cuestión. Es decir, por medio de procesos co-evolutivos. Los humanos que cultivan ciertos vegetales y reproducen algunos animales los ingieren y, éstos, tienen efectos específicos en los individuos y poblaciones que los consumen. A medida que esta relación persevera en el tiempo los efectos son cada vez más marcados y tienen resultados en ambos organismos. Los humanos modifican parte de su metabolismo como estrategia para procesar adecuadamente los alimentos que cultivan y obtienen, y los animales modifican parte de su ontogenia para responder a los requerimientos que los humanos necesitan, por medio de la reproducción, cuidado, cultivo, almacenamiento, ingestión y utilización de sus semillas, frutos, leche, carne, lana, cuero, etc. Es así que parte de la construcción de nicho ocurre, y en el caso del NBH es justamente la interacción con otras especies animales y vegetales las que terminan por determinar ese espacio en el que se integran las diversas dimensiones de la vida humana (biológica, social, cultural, simbólica). Es importante señalar que a este respecto la investigación ha tenido grandes avances, por lo que en la actualidad es posible saber en qué lugar y en qué momento aproximado ocurrió la domesticación de alguna planta o animal particular (Larson *et al.*, 2012; Smith, 2001). Los registros fósil y arqueológico tienen información relevante en este sentido; y también los avances en genómica y genética de la domesticación han sido relevantes para esta línea de investigación (Zeder, 2006; Andersson y Georges, 2004). Por ello, con base en las ideas de Bleed (2006: 8) "una verdadera y convincente explicación evolutiva sobre la agricultura debe mostrar que las nuevas relaciones que se establecieron trajeron una ventaja adaptativa para todas las especies involucradas desde el comienzo". Es decir, fueron justamente las diversas interacciones que emergieron entre las diferentes plantas y animales, que se encontraban ahora en un ambiente nuevo, lo que les permitió diversificar las formas de reproducirse y sobrevivir, entre otras cosas, gracias a la intervención de los humanos. La migración de plantas y animales que ocurrió de manera dirigida por estos últimos determinó en diversos sentidos las características particulares del nicho biocultural; y junto con los desarrollos tecnológicos, antiguos y recientes, se sigue configurando así ese nicho distintivo de los humanos.

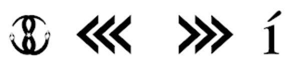
Bleed (2006) señala que para el final del Pleistoceno los grupos humanos comenzaron a modificar su estructura de manera importante en términos demográficos, el registro arqueológico muestra un incremento del número de individuos promedio en los diferentes grupos poblacionales, especialmente en los que empezaron a asentarse indefinidamente. En este contexto el espacio territorial y los recursos alimenticios también aumentaron, lo que permitió a otras especies "ocupar" parte de dicho entorno. Fue así que se estableció un ambiente particular que no sólo abarcó un territorio delimitado espacialmente, sino que "con base en las capacidades cognitivas y culturales de los humanos anatómicamente modernos ese nicho se convirtió en un lugar propicio para la evolución de otros organismos" (Bleed, 2006: 8) y así contribuyó en la consolidación y amplificación del NBH. Ya no sólo los artefactos e instrumentos líticos y tecnológicos facilitaban el acceso a los recursos, sino que ahora era más viable reproducir, cuidar y alimentar a un animal o planta para sacarle el mayor provecho durante el mayor tiempo posible que simplemente matarlo o cortarlo para comérselo. Lo que es evidente a partir de este relato es que el cultivo de plantas y la reproducción de animales generaron una serie de interacciones novedosas que reencausaron el proceso de hominización dando lugar al NBH, compuesto por plantas, animales, artefactos y seres humanos; además de ideas, tecnología, imaginación, sabiduría y otras cosas (Fuentes, 2017). La conclusión de Bleed a este respecto es interesante, de manera general establece que las habilidades cognitivas de los humanos debieron haber jugado un papel crucial en el proceso de domesticación de plantas y animales, sin embargo, no pueden considerarse como la causa principal. Decir pues que los humanos son los responsables de la domesticación —al menos de las primeras fases de ésta— sería como "afirmar que los platos de Petri fueron los responsables de desarrollar la penicilina" (Bleed, 2006: 9), lo cual resulta absurdo.

Siguiendo esta narrativa se puede establecer que la acción humana en ese horizonte temporal, por medio del incremento demográfico, configuró un espacio vital distintivo. Ese fue el nicho en el que *Homo sapiens* y sus ancestros encontraron la manera de facilitar la reproducción y sobrevivencia de otras especies con las que se vincularon de diferentes formas, por medio de una reducción importante de la exposición a depredadores y de una reproducción asistida principalmente. Es así que la manipulación regular del hábitat, la explotación y "selección inconsciente", como también las intervenciones de los humanos

en dicho contexto, caracterizaron este nuevo espacio, que "puede ser visto de manera razonable como un nicho al cual los organismos pueden adaptarse" (Bleed, 2006: 8). Pero no por ello debe pensarse que la selección o la adaptación dirigieron en todo momento el proceso evolutivo, sino que este se entrelaza con los otros mecanismos como la evolución del desarrollo, los procesos de herencia genética y extragenética, la epigenética y la construcción de nicho.

El otro autor del cual ya hemos recuperado algunas ideas es Agustín Fuentes (2015), quien en un artículo reciente establece que para pensar en la evolución humana es necesario transitar de un enfoque centrado en rasgos únicos o particulares a una visión en la que múltiples instancias interactúan de manera compleja en las dimensiones social, conductual, cultural y simbólica de las sociedades homínidas. Es este el enfoque, según este autor, que debemos implementar para estudiar la evolución de nuestro linaje taxonómico. Dicho de otra manera, los estudios que concentran sus intereses en el criterio sobre la relación costo-beneficio —es decir, el enfoque optimizador— son una "herramienta heurística positiva" (Fuentes, 2015), sin embargo, no es capaz de capturar toda la riqueza del fenómeno evolutivo humano. Por lo que se sugiere un enfoque basado en una visión sistémica que involucra, además de los procesos adaptativos y selectivos, aspectos como la plasticidad, la interacción de entidades pertenecientes a múltiples niveles de organización, formas diferentes de transmisión genética y extragenética, la historia de vida particular de los organismos en relación con su ambiente, los eventos contingentes y estocásticos que caracterizan parte de las poblaciones animales en general, entre otros. En el caso de los seres humanos esto es un aspecto crucial particularmente si se tiene en cuenta un enfoque biocultural, en el que ambas dimensiones se comportan de forma indisociable. Lo anterior se sostiene a partir de las ideas de Andersson y colaboradores (2014) que señalan que "las fuerzas darwinianas son necesarias pero no suficientes para explicar patrones evolutivos observados", por lo que es evidente la necesidad de ampliar el espectro de la teoría evolutiva contemporánea.

Por otra parte, Fuentes (2015) alega que utilizar el enfoque de la construcción de nicho implica una orientación evolucionista que sintetiza aspectos ecológicos, biológicos y sociales, en lugar de tratarlos como elementos discretos y aislables entre sí. Lo cual es uno de los aspectos que más importancia tienen a mi juicio en el contexto de la SEE. Es pues, "en este contexto dinámico en el que los miembros



de las comunidades del género *Homo* interactuaron con los aspectos sociales y ecológicos de su entorno, al tiempo que fueron moldeados por estos mismos; estas comunidades son la unidad demográfica central del nicho humano" (Fuentes, 2015). Para profundizar en esto obviamente se requiere de un marco teórico interdisciplinario que permita comprender el proceso de amplificación y co-evolución conductual, social y tecnológica de nuestro linaje (Sterelny y Hiscock, 2014).

Así, la utilización del concepto de nicho(s) humano(s) permite pensar que la dinámica de las comunidades humanas a través de su historia evolutiva en el contexto de la SEE prioriza la interacción de individuos, redes sociales, comunidades y ecologías locales. Esto da lugar a una antropología que se enfoca en los bucles de retroalimentación entre la innovación ecológica, la complejidad social, los símbolos y su interpretación y la transmisión cultural; lo que, a su vez, "implica incorporar en este horizonte aspectos cognitivos, conductuales y morfológicos como los elementos cruciales del proceso evolutivo de nuestra especie, para lo que es necesario integrar herramientas de la antropología como la etnografía, la historia y la teoría social" (Fuentes, 2015: 310).

6. El nicho biocultural humano

De acuerdo con lo señalado en los apartados previos, la construcción de nicho humana es parte de las dimensiones espacial, social y cultural; es decir, conforman un aspecto estructural de la dinámica evolutiva de las sociedades humanas. Este tipo de relaciones se distinguen por la interacción que se da entre compañeros de grupo, tradiciones y contextos socioecológicos, tanto a nivel individual como de la comunidad. Generalmente estas sociedades se caracterizan por una serie de elementos compartidos que los identifican: dialectos, lazos de parentesco, tradiciones culturales, procesos simbólicos, instituciones políticas y sociales, por un lado; pero al mismo tiempo, existe toda una faceta del nicho humano que no necesariamente está constituida por otros integrantes del grupo ni por conductas compartidas, sino por el hecho de cohabitar y coexistir en el espacio territorial, de trabajo y, en algunos casos, por las relaciones afectivas con miembros de otras especies animales y vegetales. Esta es una especie de definición operativa de lo que es el "nicho biocultural humano".

Algunas de las características que definen esta categoría incluyen: una estructura socio-demográfica compleja, que suele establecer relaciones con otros grupos; una cognición social refinada en comparación con la de otros primates; tradiciones sociales locales e innovaciones propias del grupo social; industrias líticas y tecnológicas que permiten un mejor acceso a los recursos; incremento del territorio explotado; mayor frecuencia en la tasa de cambio en relación a la cultura material; incrementos demográficos significativos en periodos de tiempo relativamente cortos; posibles y probables manifestaciones de conductas simbólicas; la capacidad de conceptualización y transmisión de conocimiento e innovaciones, por medio de una significativa plasticidad neuronal, conductual y cognitiva que facilita la transmisión de todas estas características. Desde la dimensión sociocognitiva sobresalen: la hipercooperación, la ultrasocialidad, la intencionalidad compartida, la enseñanza-aprendizaje, el estrecho vínculo madre-infante, la aloparentalidad, el lenguaje y algunas otras (Donald, 1993; McBrearty, 2012; Powell *et al.*, 2009; Wadley, 2013; d'Errico, 2003; Henshilwood y Marean, 2003; Whiten y Erdal, 2012; Sterelny, 2012; Kendall, 2012; Tomasello, 2014; Hrdy, 2011). Con base en esto, la construcción de un(os) nicho(s) distintivamente humano(s) se comprende(n) como la consecuencia de nuestra historia evolutiva biocultural, por lo que no se trata de un evento de transición único o repentino indisociable de los fósiles de humanos anatómicamente modernos (Andersson *et al.*, 2014; Foley y Gamble, 2009; Sterelny, 2014). Es decir, este razonamiento implica la posibilidad de incorporar en la conceptualización del nicho humano el aporte genético, morfológico, social y cultural de especies extintas; en este tenor destaca la de los neandertales, pero no se reduce a ella, sino que permite pensar que algunos aspectos característicos del NBH no son exclusivos de nuestra especie. Hay dos elementos destacados en la caracterización de este concepto: por un lado, este incremento en las tasas de cambio cultural resultan en nuevas y más eficaces formas de relacionarse con el ambiente, lo que permite la modificación de las ecologías locales y con ello su contraparte en el organismo; por el otro lado, un aspecto toral desde la perspectiva sociocognitiva es el incremento de procesos de retroalimentación dinámicos entre los aspectos ecológicos, cognitivos y sociales (Iriki y Taoka, 2012). Dentro de estos destacan el lenguaje y el simbolismo que potencian la cognición humana de formas realmente importantes.



Si tratamos de contextualizar lo anterior en el proceso de hominización debemos pensar que los miembros del género *Homo* integraron diversos elementos que les permitieron interactuar entre sí y modificar sus ecologías locales, físicas y sociales que, a su vez, modificaron las condiciones previas, de donde emergieron nuevos elementos que contribuyeron a esa dinámica evolutiva: esto es justamente la construcción de nicho. Y esta es también una caracterización del nicho biocultural humano.

Según Bleed a finales del Pleistoceno los grupos humanos empezaron a incrementar el entorno ambiental en el que estos deambulaban. En primer lugar, hubo un proceso demográfico que conllevó un aumento significativo de la población, lo cual no solo impactó en las interacciones humanas, sino que como resultado de este crecimiento poblacional también se abrió espacio para que otras especies conformaran este nuevo nicho. Por ello, al relacionar todas estas facetas que constituyen el nicho humano se crea al mismo tiempo una "ecología local en la que interactúan elementos materiales, sociales y cognitivos que son transmitidos de una generación a la siguiente; lo que resulta en una ecología social y material heredada como parte de un nicho humano dinámico" (Bleed, 2006: 8); en otras palabras, la relación indisociable entre biología y cultura es importante para aproximarse epistemológicamente a la evolución humana.

7. Conclusiones

Quiero cerrar esta propuesta enfatizando que lo que aquí se ha presentado es apenas una primera reflexión en torno al concepto de NBH. Considero que esta puede ser una categoría analítica pertinente para el estudio de la evolución de nuestra especie, aunque estoy consciente que es necesario apuntalar mejor la definición. Aquí se ha ensayado la caracterización de ese ambiente que conforma las diversas dimensiones que constituyen el fenómeno humano: el nicho biocultural humano; sin embargo, es necesario seguir tratando de delinear una definición operativa de esta categoría para ser empleada en diferentes perspectivas que abordan la evolución de nuestra especie y sus ancestros.

Por otra parte, sostengo la necesidad de consolidar el marco teórico integral que permita relacionar los resultados de las investigaciones provenientes de la biología evolutiva con los estudios antropológicos. No obstante, más que sumar pers-

pectivas, teorías o ideas necesitamos tomar como punto de partida el enfoque integral para desde ahí orientar el estudio de la evolución humana con una perspectiva claramente científica y evolucionista. Por ello es preciso contemplar una mirada antropológica y humanista articuladamente para este tema. Dicho de otra forma, necesitamos consolidar un marco teórico compuesto por estas dos aproximaciones teóricas para poder explicar de mejor manera la naturaleza biocultural de la especie humana. En dicho contexto, destaca en el horizonte teórico la perspectiva de la síntesis evolutiva extendida con la teoría de construcción de nicho como uno de los pilares que la sostienen.

Referencias

Andersson, L., y M. Georges. (2004). Domestic-animal genomics: deciphering the genetics of complex traits. *Nature reviews. Genetics*, vol. 5(3), 202-212.

Andersson, C., A. Törnberg y P. Törnberg. (2014). An Evolutionary Developmental Approach to Cultural Evolution. *Current Anthropology*, vol. 55(2), pp. 154-174.

Bleed, P. (2006). Living in the Human Niche. *Evolutionary Anthropology*, vol. 15, pp. 8-10.

Cain, S. (1966). Biotope and Habitat. En: Darling, F. Y J. Milton (eds.), *Future environments of North America* (pp. 38-54). Garden City N.Y.: Natural History Press.

D'Errico, F. (2003). The Invisible Frontier. A Multiple Species Model for the Origin of Behavioral Modernity. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews,* vol. 12(4), pp. 188-202.

Descola, P. (2013). *The Ecology of Others*. Prickly Paradigm Press.

Donald, M. (1993). Précis of Origins of the Modern Mind: three stages in the evolution of culture and cognition. *Behavioral Brain Sciences*, vol. 16(4), pp. 737-748.

Downs, J. y H. Bleibtreu. (1969). *Human Variation: an introduction to physical anthropology*. Beverly Hills: Glencoe Press.

Foley, R. y C. Gamble. (2009). The Ecology of Social Transitions in Human Evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, vol. 364(1533), pp. 3267-3279.



FUENTES, A. (2015). Integrative Anthropology and the Human Niche: toward a contemporary approach to human evolution. *American Anthropologist*, vol. 117(2), pp. 302-315.

FUENTES, A. y P. Wiessner. (2016). Reintegrating Anthropology: from inside out. *Current Anthropology*, vol.57, sup. 13, pp. S3-S12.

FUENTES, A. (2017). *The Creative Spark. How Imagination Made Humans Exceptional.* Penguin.

GERBAULT, P. *et al.* (2011). Evolution of lactase persistence: an example of human niche construction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* vol. 366: 863-877.

HARDESTY, D. (1972). The Human Ecological Niche. *American Anthropologist*, vol. 74(3), pp. 458-466.

HENSHILWOOD, C. y C. Marean. (2003). The Origin of Modern Human Behavior: a critique of the models and their test implications. *Current Anthropology*, vol. 44(5), pp. 627-651.

HRDY, S. B. (2011). *Mothers and others*. Harvard University Press.

IRIKI, A. y M. Taoka. (2012). Triadic (ecological, neural, cognitive) Niche construction: a scenario of human brain evolution extrapolating tool use and language from the control of reading actions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, vol. 367(1585), pp. 10-23.

JABLONKA, E. y M. Lamb. (2005). *Evolution in Four Dimensions*. Cambridge, MIT Press.

KENDAL, J. (2012). Cultural Niche Construction and Human Learning Environments: investigating sociocultural perspectives. Special Issue, "Cultural Niche Construction", *Biological Theory* vol. 6(3), pp. 241-250.

LALAND, K. y G. Brown. (2006). Niche Construction, Human Behavior, and the Adaptive-lag Hypothesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews,* vol. 15(3), pp. 95-104.

LALAND, K. y M. O'Brien. (2011). Cultural Niche Construction: an introduction, *Biological Theory,* vol. 6, pp. 191-202.

LALAND, K., G. Wray y H.E. Hoekstra. (2014). Does Evolutionary Theory Need a Rethink? *Nature*, vol. 514(7521), pp. 161-164.



LALAND, K. *et al.* (2015). The Extended Evolutionary Synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society London B,* vol. 282(1813).

LARSON, G. *et al.* (2012). Rethinking dog domestication by integrating genetics, archeology, and biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 109(23), pp. 8878-8883.

LEVINS, R. y R. Lewontin. (1985). *The dialectical biologist*. Harvard University Press, Cambridge.

LEWONTIN, R. (1983). Gene, Organism, and Environment. En: Bendall, D.S. (ed.) *Evolution from molecules to men* (pp. 273-285). Cambridge University Press.

MARKS, J. (2011). *The Alternative Introduction to Biological Anthropology.* Oxford, University Press.

MARKS, J. (2012). The Biological Myth of Human Evolution. *Contemporary Social Science* vol. 7(2), pp. 139-165.

MCBREARTY, S. (2012). Paleoanthropology: sharpening the mind. *Nature*, vol. 491(7425), pp. 531-532.

O'BRIEN, M. *et al.* (2012). Genes, Culture, and Agriculture: an example of human niche construction. *Current Anthropology*, vol. 53(4) pp. 434-470.

ODLING-SMEE, J. K. Laland y M. Feldman. (2003). *Niche Construction Theory: the neglected process in evolution*. Monographs in Population Biology.

ODLING-SMEE, J. (2010). Niche Inheritance. En: Piggliucci, M. y G. Müller (eds.) *Evolution: The Extended Synthesis* (pp. 175-207), MIT Press.

ODUM, E. (1959). *Fundamentals of Ecology*. (2da edición), Philadelphia: Saunders.

OYAMA, S., P. Griffiths y R. Gray. (2001). Introduction: What is Developmental Systmes Theory. En: *Cycles of Contigency: developmental systems and evolution*, (pp. 1-11). MIT Press.

PIANKA, E. (1978). *Evolutionary Ecology.* (2da edición), New York: Harper and Row.

POWELL, A., S. Shennan y M. Thomas. (2009). Late Pleistocene Demography and the Apperance of Modern Human Behavior. *Science*, vol. 324(5932), pp. 1298-1301.

SIMPSON, G.G. (1953). *The Major Features of Evolution*. New York: McGraw-Hill.

SMITH, B. D. (2001). Documenting plant domestication: the consilience of biological and archaeological approaches. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 98(4), pp. 1324-1326.



SMITH, B. (2011). A Cultural Niche Construction Theory of Initial Domestication. *Biological Theory*, vol. 6(3), pp. 260-271.

STERELNY, K. (2007). Social Intelligence, Human Intelligence and Niche Construction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, vol. 362(1480), pp. 719-730.

STERELNY, K. (2012). *The Evolved Apprentice: how evolution made humans unique*. Cambridge, MIT Press.

STERELNY, K. (2014). A Paleolithic Reciprocation Crisis: symbols, signals and norms. *Biological Theory*, vol. 9(1), pp. 65-77.

STERELNY, K. y P. Hiscock. (2014). Symbols, signals and the Archaeological Record. *Biological Theory*, vol. 9(1), pp. 1-3.

TOMASELLO, M. (2014). *A Natural History of human Thinking*. Harvard University Press.

WADLEY, L. (2013). Recognizing Complex Cognition through Innovative Technology in Stone Age and Paleolithic Sites. *Cambridge Archaeological Journal* vol. 23(2), pp. 163-183.

WAKE, D. *et al.* (2009). Biogeography, Changing Climates, and Niche Evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 106(S2), pp. 19631-19636.

WASHBUR, S.L. (1951). "The New Physical Anthropology". *Transactions of the New York Academy of Sciences Series II* (13): pp. 298-304.

WHITEN, A. y D. Erdal. (2012). The Human Socio-cognitive Niche and its Evolutionary Origins. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, vol. 367(1599), pp. 2119-2129.

WILLIAMS, G.C. (1992). Gaia, Nature Worship, and Biocentric Fallacies. *Quarterly Review of Biology*, vol. 67, pp. 479-486.

ZEDER, M. (ed.). (2006). *Documenting domestication: new genetic and archaeological paradigms*. University of California Press.

Nicho, hábito y civilización: momentos necesarios para una explicación dinámica del cáncer

Octavio Valadez-Blanco*

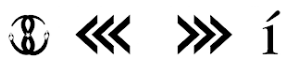
Resumen: El cáncer ha sido descrito como un proceso microevolutivo donde una célula mutada va transformándose hacia un comportamiento proliferativo, migratorio e invasivo, y en contra de los constreñimientos homeostáticos del organismo. Pero la enfermedad también ha sido estudiada como un padecimiento ambiental y prevenible con medidas sociales que eviten la exposición de las poblaciones a estilos de vida y factores de riesgo cancerígenos.

Entre estos modelos y teorías existen debates en torno a los niveles, entidades y procesos relevantes para la explicación del cáncer, así como el tipo de intervenciones que se justifican en función de estos modelos.

Para poder contribuir a este debate, en este trabajo recupero la teoría de construcción de nicho con la cual se puede afirmar y desarrollar el carácter dinámico y relacional del cáncer, así como de la importancia de los aspectos sociales y civilizatorios involucrados.

Acoto tres momentos de la complejidad del cáncer para mostrar esta importancia dinámica de la enfermedad: 1) El cuerpo como *hábitat*, donde el cáncer es un proceso asociado al desarrollo ontogénico del organismo multicelular; 2) el cuerpo en el *hábito*, donde el cáncer se asocia a estilos de vida y exposiciones ambientales; 3) el cuerpo como *habitante*, donde el cáncer encarna un modo civilización y transformación del hábitat planetario. En cada uno de estos momentos, la teoría de construcción de nicho converge con modelos o discursos que enfatizan el carácter inter-intractivo y los ciclos de retroalimentación que subyacen a la enfermedad, a saber: el de tensegridad celular (Ingber); el de la antropología médica (Lain), y el de la crisis civilizatoria (Echeverría). Finalmente mi trabajo busca ponderar dos precauciones: por un lado los riesgos de reificación que puede haber al postular la invarianza de escala del proceso de construcción nicho, y que colapsaría la historicidad y diferencia subjetiva en un mecanismo naturalizado, y por el otro relativizar el sentido político de toda intervención a nombre de alguna naturaleza.

* Profesor-investigador en el Instituto transdisciplinario sobre Complejidad Biocultural "Gaia".



1. Introducción

Los datos epidemiológicos confirman que el cáncer es una pandemia global: las neoplasias malignas representan una de las primeras causas de muerte a nivel mundial (Stewart y World Health Organization, 2014). No hay población que no esté expuesta a esta enfermedad y cada día miles de personas son diagnosticadas, tratadas, intervenidas, cuidadas o sepultadas por las transformaciones que esta enfermedad hace sobre los cuerpos y las comunidades. El cáncer nos cimbra y nos desafía, y se convierte en preguntas sociales y civilizatoria con las que intentamos darle sentido y forma a su presencia: ¿Qué es?, ¿por qué unas personas la adquieren y otras no?, ¿qué hicimos o no hicimos para padecer esta enfermedad?, ¿qué podemos hacer para tratarla, para detenerla?[1]

Susan Sontag (2012) en su extraordinario ensayo sobre la enfermedad como metáfora, supo leer cómo desde el finales del siglo XIX el cáncer se fue volviendo una metáfora del mal, la amenaza mortal que acecha y ataca al progreso de la modernidad. Y es que el cáncer transforma los cuerpos, las vidas, las instituciones, las naturalezas. Su morbilidad representa una carga en términos de medicamentos, de acceso a los servicios de salud, de oportunidades de trabajo. En sus últimos informes, la organización mundial de la salud, ha lanzado la alerta sobre la creciente carga que la enfermedad representa para para los países no-desarrollados como México. El cáncer está transformando las realidades nacionales (World Health Organization; International Union Against Cancer, 2005).

Pero si nos movemos del cáncer como una abstracción biomédica en cuerpos abstractos, hacia cuerpos situados y específicos, la problemática del cáncer se diversifica aún dentro de los propios países y regiones epidemiológica y se vuelve la experiencia de personas con nombre, edad, género, clase, raza, nacionalidad (Briatte, 2010). No es lo mismo padecer la enfermedad siendo mujer campesina indígena, habitante de la Sierra de Guerrero en México, que siendo un varón blanco habitante del complejo financiero de Santa Fe en México. El cáncer no es sólo un padecimiento corporal, sino también social por esto los enfermos no sólo luchan

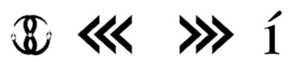
[1] Hay una necesidad de respuestas y de alternativas para lidiar con esta y otras enfermedades, en lo que se ha llamado la transición epidemiológica: la emergencia y el impacto de padecimientos asociados a estilos de vida y procesos de largo plazo sobre el cuerpo de los afectados.

contra la enfermedad biológica, sino también contra el racismo, el sexismo, la desigualdad y la discriminación que violenta la diversidad de cuerpos y enfermos.

La complejidad del cáncer atraviesa lo biológico y lo cultural, en diversas escalas espaciales y territoriales. No sólo es su diversidad fenomenológica, sino la vulnerabilidad corporal que la enfermedad descubre, son los diversos aspectos cotidianos e históricos de lo que se ha denominado la lucha contra el cáncer, es decir, una respuesta a las normalidades que el cáncer trastoca. Esta lucha se expresa a nivel estatal y de organismos internacionales, como la lucha por las agendas de intervención biotecnológica y biopolítica, y las prioridades de investigación biomédica (Epstein, 2005). Desde la perspectiva del enfermo la lucha contra el cáncer es una búsqueda de alternativas de vida, de superación de una mortalidad acaecida, y por ello, de tratamientos que puedan parar o paliar los efectos negativos sobre la dignidad de nuestros cuerpos (Brenner, Barbara, 2000). Ambas luchas parecen converger en preguntas normativas, que se vuelven ansiedades y desesperaciones para las poblaciones afectadas: luego de tantas décadas de investigación, ¿cuáles son las mejores o peores explicaciones de la enfermedad?, ¿cuáles son los diagnósticos más precisos?, ¿qué medidas preventivas son las más adecuadas?, ¿qué tratamientos pueden ser más efectivos?, ¿quiénes son los expertos? Son preguntas que no sólo se refieren a la naturaleza de la enfermedad, sino a las decisiones tomadas y por tomar, a la evaluación de las estrategias, en suma a un debate en torno a las transformaciones que produjeron las patologías, y las transformaciones que a su vez podrían ser una esperanza de vida o de alivio (Valadez-Blanco, 2015).

Pese a esta complejidad, la lucha contra la enfermedad es liderada por las ciencias biomédicas, clínicas y epidemiológicas, las cuales constituyen su frente de vanguardia. Son ellas las que definen, diagnostican, tratan, o previenen la enfermedad en los sistemas de salud pública y privada, son ellas las que fundamentan las acciones desde un discurso científico con pretensiones de verdad y de validez con alcance global.

Pero hay otros frentes y territorios donde la ciencia no está teniendo la última palabra, son los frentes políticos y económicos del cáncer gobernados por capitales y discursos asociados con diversos valores y racionalidades estratégicas, ahí podemos ubicar a la industria farmacéutica, los sistemas políticos de salud, pero también a las organizaciones de afectados por la enfermedad (Valadez-Blanco,



2011). La lucha contra el cáncer no es entonces sólo una disputa entre modelos biológicos o tecnologías científicas, sino es un conflicto político y económico por el control, y el manejo de las intervenciones y transformaciones que la lucha contra el cáncer debe dirimir con preguntas como: ¿son los efectos secundarios de los tratamientos peores que la enfermedad?, ¿debe el gobierno clausurar industrias que emiten sustancias probablemente cancerígenas?, ¿se debe legislar sobre los comportamientos individuales que tienen correlación con la incidencia del cáncer? Los conflictos en torno al cáncer en esta perspectiva biocultural pueden ordenarse en tres dominios: aquellos asociados a la verdad sobre las causas de la enfermedad, los que luchan por la autoridad en torno la validez de las prescripciones, y los conflictos asociados a la factibilidad de las promesas y la estrategias de prevención y resolución. En todos estos conflictos existen diferentes actores e intereses que buscan regir en cada desafío, y que se enfrentan a paradigmas, fuerzas o alternativas en resistencia.

En este capítulo hago una aproximación a este territorio en disputa desde una perspectiva relacional que pone a las mutuas transformaciones cuerpo-ambiente, como un proceso clave que atraviesa estos campos de investigación e intervención. Como veremos más adelante, la transformación de los cuerpos y a los ambientes, remite a una pregunta evolutiva sobre los procesos históricos que han producido la complejidad y diversidad de los organismos y su adaptación a los ambientes más diversos. Actualmente estas preguntas han cobrado mayor relevancia toda vez que la ontología de la vida deja de ser cerrada, individualizada y mecanizada, para volverse un proceso termodinámicamente abierto, en dinámicas no lineales donde las causas no son proporcionales a los efectos, con ruptura de simetrías, emergencia de patrones, donde los organismos están siempre en redes ecológicas y procesos de simbiosis, y situados en espacio transformados por diferentes proyectos civilizatorios.

Para poder entender los procesos de mutua transformación y codeterminación entre ambientes, organismos y procesos sociales que ocurren en el cáncer, considero que la teoría de construcción de nicho, representa una puente hacia otras teorías que coinciden en la necesidad de criticar y superar las reificaciones o abstracciones perniciosas que separaron la ontología del ambiente y la del organismo, así como el individuo y su historia contextual (Levins y Lewontin, 1987). Partiendo de esta teoría mi objetivo es entender al cuerpo padeciendo cáncer,

como el producto no sólo de alteraciones biológicas a nivel individual, sino también de transformaciones evolutivas y socio-históricas de los ambientes.

La teoría de construcción de nicho, resulta pertinente para abordar el cáncer, porque amplía la mirada más allá de la evolución de organismos como un proceso de variación y adaptación ambiental, para afirmar que el ambiente también es transformado, y la herencia puede ser ecológica (Laland *et al*., 2015). Esto resulta útil para entender la manera en que el cáncer es el producto de transformaciones ambientales, tanto aquellas que son socialmente intencionadas y que producen o activan la enfermedad, como aquellas transformaciones evolutivas y ontogenéticas de los cuerpos que pueden mantener rasgos no humanos. Ambos procesos refieren al modo de co-habitar y transformar los cuerpos y sus ambientes en diferentes escalas ontológicas: desde las interacciones entre células y sus microambientes, los nichos histológicos y sus estructuras funcionales, hasta los organismos multiceulares en redes de ecológicas y sociales complejas, y en escalas planetarias.[2] El cáncer re-produce estas series de transformaciones, moviendo las dinámicas entre la permanencia y el cambio de los cuerpos simbioentes y sus relaciones ambientales.

Para poder comprender mejor estos múltiples niveles y escalas de interacción ecológica, propongo usar tres términos con los cuales es más fácil hilar estas complejidades: hábitat, habitus, cohabitantes. Las tres palabras comparten una raíz etimológica común: el verbo latín *habere*, que significa tener y también existir, con lo cual quiero sugerir que estamos ante términos que denotan modos ontológicos de estar siendo y teniendo. Con esta raíz busco alejarme de la noción abstracta de "ambiente", y moverme hacia el "hábitat", en tanto que éste último recupera una noción básica: el ambiente no tiene sentido biológico o biomédico, sino en función de los habitantes que lo incorporan constantemente en su vida (hábitos). Pero se trata además de términos que pueden inscribirse como categorías en teorías ecológicas, sociológicas y políticas, como son: la dialéctica de

[2] En las últimas décadas el cáncer ha sido descrito no como una enfermedad que pudiera explicarse a la luz de mutaciones que cambian el comportamiento de una célula, sino como una enfermedad ambiental, en varios sentidos: el primero es el reconocimiento de que el cáncer tiene una gran carga socioambiental en su causalidad y fenomenológica, y el segundo es la inclusión de la complejidad ecológica del cáncer que puede estudiarse en diversas escalas ontológicas: desde el microambiente celular, hasta la ecología del organismo en su relación con hábitats concretos.



la construcción de nicho (I), la de "habitus" de la teoría sociológica de Pierre Bourdieu (II), y finalmente la de "habitante" enmarcado en los discursos geológicos y socioambientales sobre el antropoceno y el capitaloceno. Mi objetivo es traer estas categorías como un esfuerzo por entender y articular las transformaciones multiescalas asociadas al capitaloceno, y que han generado o expandido la epidemia global del cáncer, pero también para repensar el modo en que podríamos no sólo criticar, sino mejorar y diseñar intervenciones más responsables.

Mi hipótesis es que el cáncer puede verse en la transformación acelerada y perniciosa del hábitat multicelular, la globalización de hábitos modernos (asociados a estilos de vida e industrialización de la vida económica), y el efecto socioambiental de cohabitar capitalistamente la casa planetaria. Esto pone al cáncer como un desafío biocultural, tanto como biomédico, y por ello nos sitúa en la tarea difícil de articular tres dominios de investigación e intervención: el biológico-ambiental, el ético-cultural, y el geológico-civilizatorio. A continuación desarrollo estos momentos, partiendo en primer lugar de lo que se ha llamado, las bases biológicas del cáncer, esto es, la ontología fundamental de las definiciones científicas sobre la enfermedad. En segundo lugar me detengo no en la enfermedad, sino en el padecimiento de enfermos diversos, que habitúan campos sociales concretos. Finalmente en la tercera parte sitúo al cáncer en la perspectiva global e histórica del padecimiento.

2. El cáncer como transformación del hábitat ontogenético

Entre la miríada de modelos y explicaciones científicas sobre el cáncer, podemos resaltar al menos tres grandes perspectivas: aquellas que se centran en las bases celulares de la enfermedad, que sería el enfoque biomédico; las que quieren entender la enfermedad en escalas poblacionales y socioambientales, que sería el enfoque epidemiológico y preventivo, y finalmente aquellas que les importa las historias específicas y diferencias entre los enfermos, y no sólo entre enfermedades abstractas, que sería el enfoque clínico-antropológico (Valadez-Blanco, 2016). Pese a que esta diversidad de enfoques ha estado presente desde el siglo XIX (Stone *et al.*, 2003), con el auge de la biología molecular y la creciente incidencia del cáncer, éste se fue convirtiendo en el padecimiento biomédico por anto-

nomasia, es decir, una enfermedad que podía ser definida en términos de procesos biológicos o naturales.

La síntesis de esta visión celular cobró auge en la década de los setenta, cuando el presidente de Estados Unidos, Richard Nixon, impulsó "La guerra contra el cáncer", redireccionando el financiamiento y las prioridades del campo científico estadounidense para encontrar una cura contra el cáncer. Con este énfasis se sellaba el compromiso de la ciencia del cáncer con los enfoques celulares y moleculares, relegando otras formas de explicación asociadas por ejemplo a la cuestión ambiental o cultural. Este giro fue amparado por el éxito en los descubrimientos genéticos de la época y la tecnologías de recombinación genética, que prometían explicar muchos de los fenómenos de la vida; pero también por los intereses farmacéuticos e industriales por acaparar los mercados asociados al tratamiento de la enfermedad (Epstein, John, y Obey, 1998).

Durante décadas, y hasta la fecha, las bases biológicas del cáncer han sido definidas bajo este paradigma biomédico, como una proliferación descontrolada de células somáticas, que van heredando sus habilidades perniciosas a sus descendientes, adquiriendo gradualmente propiedades de invasión y metástasis (Alison, 2001). Fue esta la versión privilegiada de la investigación, con la cual se logró ampliar nuestro conocimiento sobre los fenómenos intracelulares; sin embargo, la cura nunca llegó, y esto obligó a los campos de investigación a replantear las hipótesis y las expectativas hacia el reconocimiento de otros factores no genéticos y de procesos socioculturales en la etiología de la enfermedad. La idea del cáncer como una enfermedad compleja, nace desde este giro hacia el papel socioambiental, con lo que se abría nuevamente la importancia de los estudios epidemiológicos que desde el siglo XIX, afirmaban ya el carácter prevenible de la enfermedad (Check Hayden, 2008).

El giro ambiental y complejo del cáncer incluye tanto el ambiente ecológico donde el organismo humano se desarrolla, como el papel de los microambientes celulares e histológicos al interior del organismo multicelular. Uno de los ejemplos más ilustrativos de esta perspectiva ambiental, es el cambio ocurrido con las voces más poderosas del paradigma genético, y que se expresan en el artículo clásico de Weinberg y Hanahan, titulado "Hallmarks of cancer" (2000). Este trabajo resumía las principales características del fenotipo celular canceroso, y prometía una agenda de investigación genética para explicar y transformar los

mecanismos que producían la patología. Durante décadas este artículo fue uno de los más citados, y constituía una lectura obligada para entender la ciencia del cáncer durante la primera década del siglo XXI. Sin embargo, luego de múltiples cuestionamientos empíricos, los mismos autores hicieron 10 años después, una versión actualizada titulada "Hallmarks of cancer: next generation" (2011), donde mantenían las características celulares, pero añadían justamente características dirigidas hacia procesos supracelulares, la interacción con la matriz extracelular y tejidos diversos, y resaltaban la importancia del microambiente celular. Se trataba de una versión más sofisticada de lo que se ha llamado el enfoque evolutivo del cáncer. Para este enfoque, el organismo multicelular puede entenderse como un ecosistema donde las células se estructuran no sólo en linajes, sino en procesos selectivos a nivel tisular (Aktipis y Nesse, 2013). Si la evolución implica dinámicas temporales donde los organismos y los ambientes se relacionan, la perspectiva evolutiva del cáncer ha buscado entender al organismo enfermo, como un ambiente multicelular donde la mutación somática trae consigo tres elementos cruciales para un proceso selectivo: variación genética, competencia y barreras histológicas entre células somáticas (Greaves, 2015). El cáncer sería la sobrevivencia de células mutadas con capacidades de proliferación, angiogénesis, migración y metástasis.

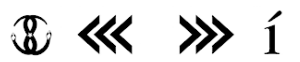
Actualmente podemos ubicar dos grandes teorías que se han nutrido de estas perspectivas ambientales y que buscan dar cuenta de la dinámica evolutiva del cáncer: por un lado la **teoría de mutación somática**, la cual explica el cáncer como una serie de mutaciones sobre células somáticas que, mediante un proceso dinámico, dan lugar a los linajes celulares con características proliferativas e invasivas; y en segundo lugar, el modelo de **atavismo,** que plantea la posibilidad de que los fenotipos cancerosos no sean sino programas evolutivos de proliferación y migración ontogénica, ya inscritos en el genoma, los cuales serían activados o expresados por condiciones ambientales o genéticas (Thomas, Ujvari, Renaud, y Vincent, 2017). Pese a sus diferencias, ambos modelos mantienen una versión ambiental del proceso cancerígeno: las neoplasias son poblaciones heterogéneas de células que evolucionan por procesos progresivos de mutación o alteraciones genéticas; el *fitness* o adecuación de estas células depende no sólo de los genotipos y fenotipos abstractos, sino de su relación con los ecosistemas y microambientes celulares.

Uno de los supuestos fuertes de esta perspectiva es que los organismos multicelulares si bien tienen una serie de defensas contra el cáncer que fueron formadas por la selección natural, cerca de mil millones de años atrás. Estos límites deben ser lo suficientemente flexibles para permitir y retener las capacidades de desarrollo y reparación del organismo multicelular, por ejemplo un proceso de cicatrización, pero al mismo tiempo compensarlos con los riesgos latentes de neoplasias malignas. El cáncer sería la ruptura de estas barreras evolutivas en el desarrollo del organismo multicelular (Arnal *et al*., 2015).

En este escenario dinámico y evolutivo del organismo multicelular, la teoría de construcción de nicho puede servir para formular una ontología más relacional, donde el organismo multicelular sea modelado como una red funcional de tejidos que operan como diversos hábitats para los diferentes linajes celulares (Barcellos-Hoff, Lyden y Wang, 2013). ¿Qué agregaría este enfoque a las dos teorías evolutivas? En primer lugar el cáncer no emergería por la transformación genómica de las células (no basta la mutación), sino por la transformación de los hábitats donde éstas células (mutadas o no) se desarrollan, y que si bien puede incluir un componente genético, no es el paso crucial.[3] Y es que muchas de las abstracciones en torno al cáncer partieron de la tesis de que el comportamiento celular canceroso podía ser analizado como la suma de individuos celulares alterados en su genoma. Sin embargo, en una perspectiva relacional y del desarrollo, no hay nunca células abstractas, separadas de sus hábitats, y de sus interacciones con otras células. La teoría de construcción de nicho reconocería justo la mutua transformación de las células en sus contextos, y para el caso del cáncer sería la interacción espontánea entre la actividad de las células estromales, y las células normales, que permitirían a ciertas clonas mutadas o alteradas, sobrevivir en ambientes adversos, y superar con esto los controles sistémicos.

A diferencia del modelo de mutación somática que parte de un daño endógeno, el de construcción de nicho permite dirigir la investigación hacia la continua transformación del microambiente histológico, debido a factores extracelulares como quimiocinas, citocinas y exosomas (enzimas con actividad sobre RNA) que remodelan el tejido local y permiten proliferación inicial y maduración hacia

[3] Entiendo hábitat aquí en su forma más general, como el espacio y las relaciones ecológicas que posibilitan la vida de los organismos en un tiempo dado.



estados de invasivos. El proceso cancerígeno sería una continua interacción (a veces negativa otras positiva) entre el tumor y el hospedero, que producen una heterogeneidad genética y metabólica al interior del organismo. Por ejemplo, una vez que las células cancerosas se vuelven tumor, la sobrevivencia dependerá de la capacidad del tumor, como sistema heterogéneo, por transformar los vasos sanguíneos a través de factores angiogénicos y comunicación con otros tejidos. Asimismo, el tumor va desarrollando capacidades metabólicas para modificar el pH extracelular, en función del oxígeno disponible, lo cual a su vez puede inhibir las respuestas inmunes y promover crecimiento invasivos (Barcellos-Hoff *et al.*, 2013).

La pertinencia del enfoque de la teoría de construcción nicho, puede corroborarse al ver el giro ambiental que está habiendo en las investigaciones sobre el desarrollo, así como al hecho crucial de que las células somáticas están siempre ancladas a la matriz extracelular y en estrecha relación con células vecinas de diferentes linajes, es decir, la célula individual es una reificación que no corresponde con la complejidad del organismo enfermo. Otro de los ejemplos más importantes de esta perspectiva relacional y ambiental han sido los estudios sobre la mecanotransducción celular, i.e, la regulación del comportamiento celular a través de fuerzas mecánicas entre el citoesqueleto de las células, la matriz extracelular y los entramados tisulares (Ingber, 2003, 2006; Wang *et al.*, 2001). Desde hace ya varias décadas el grupo de Donald Ingber, ha venido proponiendo un modelo de mecanotransducción llamado tensegridad celular, con el cual se busca dar cuenta de mecanismos no-genéticos que influyen o activan respuestas celulares complejas. La tensegridad es un modelo que de integración y modulación de fuerzas de comprensión y de tensión en los sistemas biológicos: las células no son bolsas acuosas, sino estructuras biomecánicas cuya relación con el ambiente cambia su forma y con ello su comportamiento ontogenético. Ingber diseña experimentos que muestran la posibilidad de transformar el estado de diferenciación y proliferación de las células, variando únicamente el tipo de anclaje y su forma geométrica, i.e., células redondas tendrán un fenotipo apoptosis o muerte celular, mientras que en su forma esparcida entrarían en proliferación (Huang y Ingber, 2006). La tesis de estos modelos es que la biomecánica de los tejidos es fundamental para entender la regulación de los procesos de diferenciación celular y en el caso del cáncer, se propone que las dinámicas de proliferación y migración pueden explicarse como recapitulaciones de ambientes ontogénicos, es decir

posibilidades de expresión ya presentes en el genoma y que se activan ante cambios ambientales, por ejemplo en la biomecánica del tejido y en la bioquímica del contexto (Huang, Ernberg y Kauffman, 2009).

Bajo este esquema el cáncer no debería ser pensado o estudiado desde una célula dañada, sino como una patología de la arquitectura tisular: las células son modificadas en su comportamiento por todas las estructuras de anclajes y por interacciones con otras células, por lo que las terapias mismas tendrían a su vez que pensarse en función de la modificación del nicho celular, esto es, la transformación de los nichos y hábitats celulares, que configuran la diversidad funcional del organismo multicelular.

En resumen, la teoría de construcción de nicho, y una visión ambiental de la dinámica celular, permiten abrir posibilidades de investigación, y superar el modelo somático e individualista de la evolución del cáncer, para considerarlo en la continua transformación de los tejidos, y los hábitats celulares. Los cuerpos multicelulares son ecosistemas en transformación, donde cohabitan diversos linajes celulares y simbiontes. El cáncer y sus diversas terapias son transformaciones de estas estructuras que pueden o no ser genéticas, y que pueden abrir procesos de atavismos o adquirir habilidades mediante la selección de linajes y nichos cancerígenos.

3. El padecimiento como el hábito socioambiental

El cáncer se padece en el organismo multicelular que somos, es decir el cuerpo que habitamos. Mientras que la biomedicina define las bases biológicas de la enfermedad mediante mecanismos y estructuras celulares, son la medicina clínica y la epidemiología, quienes lidian con los enfermos y las poblaciones. Para el caso de la clínica el cáncer representa una abstracción insuficiente, un proceso común pero colapsa una diversidad de tipos de enfermedades que ese nombre engloba. No es lo mismo un cáncer de colon, que un cáncer de la piel, o un linfoma, aun cuando parezcan compartir procesos biológicos. Para la intervención médica es crucial entender la historia clínica, es decir, los indicadores que permitan clasificar y ubicar la gravedad de cada caso, y con ello diseñar los protocolos de intervención (Keating, 2012). Por su parte a la epidemiología le importa entender al cáncer como organismos expuestos a factores cancerígenos, y su



objetivo será explicar cambios en las frecuencias de la incidencia del cáncer en diferentes poblaciones (Peto, 2001). Cada uno de estas prácticas están asociadas a campos de investigación e instituciones diversas: los clínicos en los espacios de detección, diagnóstico y tratamiento de los sistemas de salud, y el epidemiológico en los terrenos de la salud pública y la prevención. ¿Qué papel juegan las relaciones organismos-ambiente en estos enfoques? Para la clínica el ambiente aparece como parte de la historia clínica, i.e., la especificidad biográfica y aquellos elementos que permitan hacer diagnósticos más precisos. Sin embargo, el ambiente pronto se vuelve un epifenómeno, o un factor secundario, en tanto que el objetivo de intervención es sobre el organismo transformado y padecido, y no sobre su contexto. La epidemiología por su parte sí considerará al ambiente, pero difícilmente se detendrá a explicar el origen histórico de las frecuencias, esto es, no incluye una narrativa que permita entender al enfermo también como un sujeto y agente social, y no sólo como el paciente y depositario de un cuerpo desajustado.

En el apartado anterior he mostrado cómo la teoría de construcción de nicho permite renovar nuestra visión de las relaciones entre las estructuras cancerosas en sus hábitats multicelulares. ¿La teoría podría usarse también para entender la manera en que el organismo multicelular humano interacciona y transforma sus diversos nichos bioculturales?, ¿qué diferencias ontológicas habría entre la especie humana y animales, y organismos multicelulares?

Si bien existen estudios sobre construcción de nicho que se han usado para entender procesos bioculturales, como el caso de la domesticación y otros procesos ecológicos y políticos, donde la transformaciones culturales pueden ser modeladas (Wallach, 2016); sin embargo, en estos enfoques se suele diluir la diferencia ontológica que presupone hablar no sólo de organismos biológicos, sino de subjetividades y experiencias políticas. En el caso del cáncer esto se vuelve importante puesto que los enfermos no son sólo organismos expuestos a factores ambientales naturales, sino que son también habitantes de espacios sociales, es decir, cuerpos que experimentan y transforman de manera diferenciada mundos desiguales y marcados por injusticias de clase, género, raza, edad, etcétera. El enfermo, nunca actualiza un ambiente, sino también padece los contextos sociales que lo niegan, lo explotan y lo matan.

Los enfoques médicos y epidemiólogos se interesan por estas marcas, pero no en función de los mundos que les dan sentido, es decir, las marcas que im-

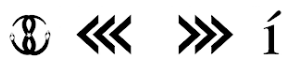


portarán serán aquellas que tienen relación causal con las condiciones fisiológicas y culturales que producen, por ejemplo, un cáncer de mama en las mujeres cis, o de testículo en los varones cis, pero dichas marcas son puestas separadas de las historias de vida socioambiental de los afectados. Y aun cuando en el campo epidemiológico, el cáncer se ha correlacionado con factores asociados a estilos de vida (obesidad, tabaquismo) y exposición agentes infecciosos, el proceso social que origina estos patrones de consumo y de estilos de vida no suele explicarse, porque hacerlo implicaría historizar los cuerpos y sus ambientes, en función de la clase, raza, género y otras marcas de carácter geopolítico (Valadez-Blanco, 2015).

Me importa entonces hacer una distinción ontológica respecto a las transformaciones históricas asociadas al cáncer, bajo la base de que el ser humano tiene la cualidad de ser estructuras sociales, estructuradas históricamente y estructurantes de modos de vida social. Esta noción es el fundamento de la teoría de habitus y de campo, propuesta por el sociólogo francés Pierre Bourdieu (2008), la cual propone una ontología relacional de lo social donde las estructuras sociales objetivas son construidas en dinámicas históricas —los campos—, y las estructuras sociales interiorizadas, son incorporadas por los individuos en forma de esquemas de percepción, valoración, pensamiento y acción —los habitus.

A diferencia de una versión ambiental que puede seguir siendo indiferente a los campos y estructuras sociales, es decir, que colapsa en los contextos y los ambientes, la ontología de los cuerpos, para Bourdieu el campo social estructura el habitus, y el habitus se vuelve el producto de la incorporación de la necesidad de ese campo, contribuyendo a constituirlo como mundo significativo, dotado de sentido y de valor. El habitus opera como un sistema de disposiciones que perduran y que funcionan como esquemas de clasificación para orientar las valoraciones, percepciones y acciones de los sujetos.

Esta relación habitus-campo, permite traer con mayor claridad las dinámicas conflictivas y las luchas de poder que se juegan para dominar y acumular capital. Por ejemplo, en el caso del campo económico, sirve de poco que se demuestre que el cáncer es una enfermedad ocupacional, donde miles de obreros son expuestos a sustancias cancerígenas, si no se analiza e interviene sobre la estructura desigual de las voluntades y las capacidades de acción que el campo neoliberal imprime sobre los jugadores económicos. Algunas poblaciones tendrán que lidiar



por ejemplo tanto la exposición a desechos de grandes industrias, y además serán excluidos de aquellos avances farmacéuticos que sólo son accesibles a enfermos y gobiernos pudientes.

Se dice, por ejemplo, que la dieta es un factor de riesgo para el cáncer, pero la estrategia de prevención se topa con los muros legales y las presiones políticas que podrían transformar o recuperar la soberanía alimentaria de las personas y países. Desde finales del siglo XVIII los estudios epidemiológicos mostraban la correlación entre el auge de la industria tabacalera y el aumento en el cáncer de pulmón, pero hubieron de pasar más de un siglo, para que los capitales aceptaran evidencias, argumentos y medidas para controlarlo (Tomatis y Huff, 2002). El cáncer y el consumo de alcohol también tienen una correlación causal fuerte con algunos tipos de cáncer, pero poco se habla desde la esfera de salud pública de las complejas trayectorias económicas y culturales, que hacen que los sujetos consumen un producto industrial que los alivia emocionalmente y los mata simultáneamente.

Con la categoría de habitus podemos entender que los diferentes campos sociales, (económicos, políticos, educativos, etc.) son históricamente construidos y se incorporan, es decir, se hace normalidad, costumbre e interés para quienes lo re-producen en sus vidas sociales. Habría entonces un dominio biosocial en torno al cáncer que no se agota en los estudios epidemiológicos o clínicos sobre la enfermedad y que incluiría dos procesos articulados: el padecimiento como dominio de la subjetividad, es decir, una fenomenología donde el padecimiento sólo adquiere sentido desde la experiencia de ser cuerpo, y no sólo de tener cuerpo; en segundo lugar la relación entre el cuerpo y su ambiente, la cual es histórica y política porque no sólo obedece a la naturaleza de la enfermedad, sino a la producción cultural de la misma.

En la clínica y la epidemiología la enfermedad deja de ser una abstracción biológica para volverse poblaciones y enfermos, casos y factores específicos. Con el habitus y el campo, el cáncer se vuelve conflictos y luchas de poder, entre afectados y beneficiarios, capitales y subordinados, farmacéuticas y enfermo, es decir, cuerpos situados en territorios simbólicos y materiales, que cada organismo multicelular humano debe atravesar en su trayectoria de vida social. Asimismo, con estas categorías sociológicas es posible recuperar la importancia de los estudios interseccionales y etnográficos que quieren recuperar los cuerpos, voces y

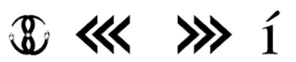
habitus que están resistiendo a las formas hegemónicas de transformación socioambiental. En el siguiente apartado estas estructuras-estructuradas-estructurantes que el cáncer engloba, pueden ponderarse a la luz de proyectos civilizatorios de alcance planetario, que modificaban el tiempo y sentido de las transformaciones cuerpo-ambientales.

4. El enfermo como co-habitante civilizatorio y planetario

El cáncer es un padecimiento global compartido con otras especies (sobre todo domésticas), de tal modo que prácticamente todas las poblaciones humanas, y muchas no-humanas están siendo afectadas por la enfermedad. El origen y forma de esta expansión ha sido una de las preguntas relevantes para los estudios epidemiológicos, evolutivos e históricos, con los cuales se busca entender el origen de esta pandemia. Las respuestas inmediatas ponen al envejecimiento creciente de las poblaciones humanas como el principal factor de las grandes transiciones epidemiológicas asociadas al cáncer (Peto, 2001). La idea es que con el envejecimiento poblacional aumentan las probabilidades de que los cuerpos expresen algunas de las alteraciones genéticas o microambientales cancerígenas que se acumulan a lo largo de la vida.

Sin embargo, ya desde el siglo XVIII, la epidemiología mostraba que el cáncer emergía en poblaciones jóvenes, e incluso en niños (el caso de los deshollinadores), por claras exposiciones laborales a sustancias cancerígenas (Brown y Thornton, 1957). Actualmente existen estudios que muestran que en países como Estados Unidos y Gran Bretaña, el cáncer ha aumentado su incidencia en poblaciones adolescentes, en más de un 25% y en los últimos 38 años (Burkhamer, Kriebel, y Clapp, 2017). El cáncer ha dejado de ser la consecuencia natural del desgaste corporal, para volverse una alarma generacional.

Por su parte, los estudios relacionados con la antigüedad del cáncer y su presencia en otras especies, confirman que el cáncer, si bien presente en otras especies y en diversas etapas evolutivas, sólo alcanza una alta incidencia hasta el nacimiento de la civilización capitalista (David y Zimmerman, 2011). No se niega que el cáncer sea una posibilidad natural de organismos multicelulares, pero se enfatiza que su incidencia debe correlacionarse con las transformaciones ambientales que la especie humana ha hecho en los últimos siglos.



Estos estudios paleontológicos, que ponen a la alta incidencia del cáncer como un producto de una sociedad moderna, y los datos epidemiológicos que asocian aumentos en la incidencia de cáncer, no explicadas por causas endógenas, caminan en una dirección similar a los estudios sobre el Antropoceno y Capitaloceno, los cuales plantean que muchos de los cambios climáticos también se deben a transformaciones contemporáneas. La categoría de Antropoceno (Steffen, Grinevald, Crutzen, y McNeill, 2011) ha sido formulada por geólogos y geógrafos para reconocer que el ser humano se ha convertido en una fuerza geológica, transformado las variables planetarias y las condiciones para la vida, como son la acidez del océano, los gases con efecto invernadero y otras alteraciones ecológicas que han provocado extinciones masivas de especies, comparables sólo a otros procesos geológicos. Si bien existe un debate en torno a las fechas de inicio de esta era, lo que es claro es que estamos ante una articulación de al menos tres historias y temporalidades que anteriormente habían sido narradas como si fueran separadas: por un lado la historia del sistema terrestre, la historia de la vida y finalmente la historia de la civilización industrial (Chakrabarty, 2015). En la articulación de estas narrativas emergen nuevos desafíos políticos, económicos y morales, en torno al futuro que podemos construir y en su caso transformar.

Y aunque esta categoría permite situar el carácter antropogénico de las transformaciones planetarias, ha crecido un debate en torno a la deshistorización del término "antropos", el cual colapsa la diversidad, y la desigual responsabilidad de agentes y procesos humanos (Haraway *et al.*, 2015). No puede negarse que la presencia humana trae consigo transformaciones ambientales con efectos planetarios, los que el Antropoceno quiere alertar, pero éstos provienen de modos de producción y de consumo industrial, por lo que las responsabilidades geopolíticas serían desiguales, y una pequeña proporción de esa humanidad, la de países altamente industrializados, tendrían un papel predominante en estas fuerzas geológicas perniciosas.

Es por esto que más que hablar de antropoceno, deberíamos situar al ser humano en el contexto de un sistema capitalista que si bien es producido por el "anthropos", no constituye en ningún sentido su única naturaleza. De hecho, diversos estudios indican que es a partir del siglo XVIII con el nacimiento de la sociedad industrial en algunos países de Europa y Estados Unidos, que el Antropoceno comienza. Es por esto que varios autores indican que se trata no de una

transformación humana en abstracto, sino más en específico, una transformación que lleva la marca de la explotación de los ecosistemas, de la globalización de hábitos y de producción incesante de desechos perniciosos del capitalismo industrial.

El capitaloceno es el término que busca historizar al antropoceno para evitar la fetichización o naturalización de un modo de civilización que alcanzó su hegemonía y predominio a costa de la guerra y el aniquilamiento de proyectos de vida diferentes (Altvater *et al.*, 2016; Moore, 2015). El capitalismo transforma la red de la vida en la incesante explotación de la fuerza de trabajo, de la tierra y los ecosistemas, bajo su lógica de acumulación de ganancias.

¿Qué papel tienen estas dinámicas civilizatorias de escala planetaria en la globalidad del cáncer? En primer lugar el carácter ambiental del cáncer, que se asocia a estilos de vida, hábitos y exposiciones ambientales, serían los efectos de un proceso de globalización y hegemonía del proyecto civilizatorio capitalista. Por ejemplo, se trataría no sólo de la exposición a la radiación como causa del cáncer, sino del proceso civilizatorio que trajo consigo la carrera armamentista, y de los cientos de ensayos nucleares post-Hiroshima-Nagasaki que produjeron nubes radiactivas sobre el planeta, afectando no sólo la vida humana, sino a otras especies y localidades no industriales (Simon, Bouville, Land, y Beck, 2010). De la misma manera no sería sólo el consumo de tabaco como factor de riesgo, sino la globalización de la industria tabacalera, y el nacimiento de mercados que reproducen el consumo o exposición de productos cancerígenos (Tomatis y Huff, 2002). El cáncer no es causado por factores azarosos y desconectados, sino inscritos en las lógicas globales, que han transformado todos los ambientes planetarios. En segundo lugar, el cáncer deja de ser sólo una batalla biomédica, y se vuelve también parte de un padecimiento político y económico, donde el imperativo capitalista de acumulación de ganancias, constriñe y muchas veces impide, el ejercicio de una intervención más responsable sobre los cuerpos y los ambientes (Jain, 2013).

Si el capitaloceno plantea la imbricación de historias naturales y civilizatorias capitalistas, el cáncer es la imagen corporal de esta ontología socioambiental. La ontología deja de ser sólo biológica y natural, el cáncer deja de ser sólo un problema definible bajo los términos de una aproximación biomédica que evade estos procesos históricos.



Ahora bien, como toda categoría con pretensiones tan generales, la del capitaloceno, corre el riesgo de colapsar no sólo las diferencias locales que la dinámica planetaria tiene, sino también de borrar las diversidad de experiencias de resistencias a esta dinámica de destrucción. Es por esto que el capitaloceno se articula con las críticas interseccionales y los campos sociales que propuse en la sección anterior, con las cuales se desdoblan las ontologías universales o genéricas, a través de las marcas corporales de clase, género, raza, etnia, etcétera, que producen maneras diferentes de habitar y transformar el planeta (Crenshaw, 1989).

En el caso del cáncer esto se vuelve crucial: si la enfermedad es el efecto de una lógica homogeneizadora, la manera de padecerlo varía de maneras radicales, y en función de trayectorias específicas; por ejemplo, entre enfermos negros habitantes de países no desarrollados, o enfermos indígenas migrantes en alguna de las grandes urbes latinoamericanas. En esta diversidad de casos, el capitaloceno articula los discursos y miradas centradas en los factores cancerígenos, hacia una mirada más dialéctica de la relación cuerpo-ambiente, crisis ambiental-padecimientos.

Pero la importancia de estos estudios trasciende la de una inclusión de ontologías no consideradas, en este caso la de procesos sociales planetarios, sino también en el modo en que los afectados pueden resistir la enfermedad más allá de la esfera individualista. Y es que para los discursos biomédicos o de salud público, la prevención se dirige hacia una estrategia donde el enfermo o las poblaciones son las que deben cambiar sus hábitos de consumo, buscar alivio en instituciones, medicinas y discursos, comprar tratamientos y alternativas de sanación. Desde un discurso ambiental-civilizatorio la prevención se convierte en un ejercicio político de transformar los habitus y campos inmediatos, pero también los procesos y estructuras civilizatorias, como son la lucha contra la exposición de comunidades a los desechos y explotaciones de las grandes corporaciones mineras, o las luchas contra las industrias que reproducen en sus fábricas, o mercancías, condiciones de riesgos cancerígenos para sus trabajadores y consumidores (Atkinson y Rubinelli, 2012; Epstein, 2005).

El capitaloceno puede servir para articular las transformaciones ontogenéticas del hábitat multicelular que somos, la transformación de los hábitos y los campos sociales, y una perspectiva geológica que nos sitúa como cohabitantes de un planeta finito. El cáncer en el capitaloceno abre con esto la necesidad de una

conciencia y responsabilidad sobre las transformaciones antropogénicas del planeta y el modo en que éstas regresan a nosotros como padecimientos o crisis, pero también que caen como bombas sobre la red de la vida, donde otras especies se juegan su coexistencia. La construcción y mejor aún, la transformación del nicho, y de los hábitat, adquiere aquí una dimensión política, es decir, una lucha entre diferentes mundos y proyectos planetarios, entre diferentes amenazas y riesgos en escalas cada vez mayores.

5. Reflexiones finales

Ya desde la dialéctica hegeliana y marxista, la noción de una determinación determinada y determinante del ser, era usada para formular una lógica de investigación que pudiera asumir el movimiento constante y articulado de la naturaleza, el pensamiento y de la realidad sociohistórica. Múltiples líneas de investigación se han nutrido de estas tradiciones con el fin de superar las deficiencias y limitaciones de tradiciones reduccionistas que basaban sus conocimientos en ontologías dicotómicas y lineales entre los organismos y sus ambientes. Las teorías de construcción de nicho, de habitus y las que versan sobre el capitaloceno, comparten una ontología relacional, así como una mirada no lineal entre los organismos y sus ambientes. En todas estas teorías se abre el problema no sólo de las adaptaciones a ambientes transformados por procesos naturales, sino de las transformaciones intencionales y polémicas que la cultura abre en el planeta.

Esta perspectiva relacional y ecológica, permite además traer la crítica al excepcionalismo humano, el cual impide reconocer el carácter simbiótico y ecológico de los procesos planetarios, pero también nos ayuda distinguir las diferentes ontologías sociales, para aquellos procesos que parecen sólo naturales o biológicos, esto es, situar los cuerpos en una diversidad de habitus-campos sociales, como formas antropogénicas de transformación de los ambientes y de los cuerpos, y que conllevan, en la escala global, a transformaciones civilizatorias del hábitat planetario.

En resumen, mi modelo pone en relación estas ontologías y escalas: el hábitat, como ese espacio ecológico, donde los organismos pueden re-producir sus vidas (hábitos) en continua relación *poiética* con otros organismos y procesos no-vivos (cohabitación). El cáncer se inscribe en este modelo en tres procesos dinámicos



de co-construcción y transformación en la enfermedad: 1) El cuerpo como *hábitat*, donde el cáncer es un proceso asociado al desarrollo ontogénico del organismo multicelular; 2) el cuerpo como el *hábito*, donde el cáncer se asocia a estilos de vida y exposiciones ambientales; 3) el cuerpo como *co-habitante*, donde el cáncer encarna un modo civilización y transformación del hábitat planetario.

La gran ventaja de esta versión dialéctica de los procesos corporales, sociales y planetarios, es que permite recuperar el carácter estructurante de las estructuras estructuradas (a la Bourdieu), esto es, que no sólo somos pacientes de la enfermedad, sino agentes del padecimiento. Nuestra capacidad estructurante, incluye la posibilidad de romper con la espiral de violencia, ambición y cinismo que organizan la civilización capitalista, y con ello la posibilidad de gestar modos de vida más responsables a través de la transformación del tener y ser cuerpos (hábitats), pero también el poder para transformar estructuras de decisión y acción (habitus y campos), y de resistencias a las hegemonías planetarias.

6. Agradecimientos

A Mario Casanueva por ayudarme a construir un nicho de pensamiento crítico. Al proyecto CONACYT 182084 "Representación y modelización del conocimiento empírico" en la UAM-C, y al Proyecto PAPIME-UNAM PE106516.

Referencias

Aktipis, C. A., y Nesse, R. M. (2013). Evolutionary foundations for cancer biology. *Evolutionary Applications*, *6*(1), 144–159. https://doi.org/10.1111/eva.12034

Alison, M. R., Ph D. (Ed.). (2001). *The Cancer Handbook*. London : New York: Palgrave Macmillan.

Altvater, E., Crist, E. C., Haraway, D. J., Hartley, D., Parenti, C., y McBrien, J. (2016). *Anthropocene or Capitalocene?: Nature, History, and the Crisis of Capitalism*. (J. W. Moore, Ed.). Oakland, CA: PM Press.

Arnal, A. *et al.*, (2015). Evolutionary perspective of cancer: myth, metaphors, and reality. *Evolutionary Applications*, *8*(6), 541-544. https://doi.org/10.1111/eva.12265



ATKINSON, S., y Rubinelli, S. (2012). Narrative in cancer research and policy: voice, knowledge and context. *Critical reviews in oncology/hematology*, *84*(0 2), S11–S16. https://doi.org/10.1016/S1040-8428(13)70004-0

BARCELLOS-HOFF, M. H., Lyden, D., y Wang, T. C. (2013). The evolution of the cancer niche during multistage carcinogenesis. *Nature Reviews. Cancer*, *13*(7), 511-518. https://doi.org/10.1038/nrc3536

BOURDIEU, P. (2008). *El sentido práctico*. Siglo XXI Editores, España.

BRENNER, B. (2000). Sister Support: Women Create a Breast Cancer Movement. En *Breast cancer: society shapes an epidemic*. New York: St. Martin's Press.

BRIATTE, F. (2010). The Biopolitics of Breast Cancer: Changing Cultures of Disease and Activism. *Sociology of Health & Illness*, *32*(5), 818-819. https://doi.org/10.1111/j.1467-9566.2010.01253_2.x

BROWN, J. R., y Thornton, J. L. (1957). Percivall Pott (1714-1788) and Chimney Sweepers Cancer of the Scrotum. *British Journal of Industrial Medicine*, *14*(1), 68-70.

BURKHAMER, J., Kriebel, D., y Clapp, R. (2017). The increasing toll of adolescent cancer incidence in the US. *PLOS ONE*, *12*(2), e0172986. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172986

CHAKRABARTY, D. (2015). The Anthropocene and the Convergence of Histories. En F. Gemenne y C. Bonneuil (Eds.), *The Anthropocene and the Global Environmental Crisis: Rethinking modernity in a new epoch*. London ; New York: Routledge.

CHECK HAYDEN, E. (2008). Cancer complexity slows quest for cure. *Nature News*, *455*(7210), 148–148. https://doi.org/10.1038/455148a

CRENSHAW, K. (1989). Demarginalizing the Intersection of Race and Sex: A Black Feminist Critique of Antidiscrimination Doctrine, Feminist Theory and Antiracist Politics. *The University of Chicago Legal Forum*, *140*, 139-167.

DAVID, A. R., y Zimmerman, M. R. (2011). Cancer is an ancient disease? *Nature Reviews Cancer*, *11*(1), 76–76. https://doi.org/10.1038/nrc2914-c3

EPSTEIN, S. S. (2005). *Cancer-gate: how to win the losing cancer war*. Amityville, N.Y.: Baywood Pub.

EPSTEIN, S. S., John, J. C., y Obey, D. R. (1998). *The Politics of Cancer Revisited* (Indexed edition). Fremont Center, NY: East Ridge Press.



GREAVES, M. (2015). Evolutionary Determinants of Cancer. *Cancer Discovery*, *5*(8), 806-820. https://doi.org/10.1158/2159-8290.CD-15-0439

HANAHAN, D., y Weinberg, R. A. (2000). The hallmarks of cancer. *Cell*, *100*(1), 57-70.

HANAHAN, D., y Weinberg, R. A. (2011). Hallmarks of cancer: the next generation. *Cell*, *144*(5), 646-674. https://doi.org/10.1016/j.cell.2011.02.013

HARAWAY, D., Ishikawa, N., Gilbert, S. F., Olwig, K., Tsing, A. L., y Bubandt, N. (2015). Anthropologists Are Talking – About the Anthropocene. *Ethnos*, *0*(0), 1-30. https://doi.org/10.1080/00141844.2015.1105838

HUANG, S., Ernberg, I., y Kauffman, S. (2009). Cancer attractors: A systems view of tumors from a gene network dynamics and developmental perspective. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, *20*(7), 869-876. https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2009.07.003

HUANG, S., y Ingber, D. E. (2006). A non-genetic basis for cancer progression and metastasis: self-organizing attractors in cell regulatory networks. *Breast Disease*, *26*, 27-54.

INGBER, D. E. (2003). Tensegrity II. How structural networks influence cellular information processing networks. *J Cell Sci*, *116*(8), 1397-1408. https://doi.org/10.1242/jcs.00360

INGBER, D. E. (2006). Mechanical control of tissue morphogenesis during embryological development. *The International Journal of Developmental Biology*, *50*(2-3), 255-266. https://doi.org/10.1387/ijdb.052044di

JAIN, S. S. L. (2013). *Malignant how cancer becomes us*. Berkeley: University of California Press.

KEATING, P. (2012). *Cancer on trial: oncology as a new style of practice*. Chicago: The University of Chicago Press.

LALAND, K. N. *et al.*, (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings. Biological Sciences*, *282*(1813), 20151019. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019

LEVINS, R., y Lewontin, R. (1987). *The Dialectical Biologist*. Harvard University Press.

STONE, Marvin J. *et al.*, (2003). History of the Baylor Charles A. Sammons Cancer Center. *Proceedings (Baylor University. Medical Center), Proceedings (Baylor University. Medical Center)*, *16*, *16*(1, 1), 30, 30.

MOORE, J. W. (2015). *Capitalism in the Web of Life: Ecology and the Accumulation of Capital*. New York: Verso.

PETO, J. (2001). Cancer epidemiology in the last century and the next decade. *Nature*, *411*(6835), 390-395. https://doi.org/10.1038/35077256

SIMON, S. L., Bouville, A., Land, C. E., y Beck, H. L. (2010). Radiation doses and cancer risks in the Marshall Islands associated with exposure to radioactive fallout from bikini and enewetak nuclear weapons tests: summary. *Health physics*, *99*(2), 105-123. https://doi.org/10.1097/HP.0b013e3181dc523c

SONTAG, S. (2012). *La enfermedad y sus metáforas. El sida y sus metáforas*. Penguin Random House Grupo Editorial España.

STEFFEN, W., Grinevald, J., Crutzen, P., y McNeill, J. (2011). The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, *369*(1938), 842-867. https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0327

STEWART, B. W., International Agency for Research on Cancer, y World Health Organization. (2014). *World cancer report 2014*. Lyon: International Agency for Research in Cancer.

THOMAS, F., Ujvari, B., Renaud, F., y Vincent, M. (2017). Cancer adaptations: Atavism, de novo selection, or something in between? *BioEssays: News and Reviews in Molecular, Cellular and Developmental Biology*, *39*(8). https://doi.org/10.1002/bies.201700039

TOMATIS, L., y Huff, J. (2002). Evolution of Cancer Etiology and Primary Prevention. En W. B. Coleman y G. J. Tsongalis (Eds.), *The molecular basis of human cancer*. Humana Press.

VALADEZ-BLANCO, E. O. (2011). *La parte y el todo en la explicación científica del cáncer* (Maestría). Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D.F.

VALADEZ-BLANCO, E. O. (2015). Tesis de Doctorado. *Complejidad y transdisciplinariedad: teoría y práctica del cáncer como enfermedad compleja*. México: UNAM.

VALADEZ-BLANCO, E. O. (2016). Abstractions, parts, and explanations in cancer sciences. *Scientiae Studia*, *14*(1), 231-254. https://doi.org/10.11606/S1678-31662016000100011



WALLACH, E. (2016). Niche Construction Theory as an Explanatory Framework for Human Phenomena. *Synthese*, *193*(8).

WANG, N. *et al.*, (2001). Mechanical behavior in living cells consistent with the tensegrity model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*(14), 7765–7770. https://doi.org/10.1073/pnas.141199598

World Health Organization; International Union against Cancer. (2005). *Global action against cancer now!* (Updated ed.). Geneva: World Health Organization; International Union against Cancer.

Construcción de nicho y síndrome metabólico: una propuesta de integración

José Antonio Alonso Pavón*
Ana Barahona**

1. Introducción

El estudio de la predisposición genética a gran variedad de condiciones surgió poco después de la finalización de la secuencia del genoma humano como un intento de explicar el origen de enfermedades como la obesidad, la diabetes y otras condiciones del llamado síndrome metabólico. Se conoce como síndrome metabólico a un conjunto de condiciones médicas que aumentan el riesgo de un individuo para desarrollar enfermedades coronarias y cerebrovasculares (National Heart, Lung and Blood Institute, NIH, 2006). De acuerdo a la Organización Mundial de la Salud (World Health Organization, 1999: 31), el criterio diagnóstico para el síndrome metabólico puede incluir intolerancia a la glucosa, diabetes, o resistencia a la insulina. Adicionalmente, dos o más de las siguientes condiciones debe estar presente en el cuadro clínico: hipertensión, hiperlipidemias y obesidad central, entre otras. Si bien el síndrome metabólico es un término de acuñación reciente, y por tanto aún no existe consenso entre la comunidad médica en cuanto a una definición precisa (Parikh y Mohan, 2012), las enfermedades metabólicas mencionadas previamente se encuentran presentes en la mayoría de las definiciones actuales. De estas condiciones, la obesidad y la diabetes han alcanzado niveles epidémicos en los últimos años, lo cual las ha colocado en el centro de múltiples investigaciones que intentan elucidar su etiología y tratamiento.

Históricamente también han existido estudios tratando de determinar las causas ambientales y culturales al conjunto de condiciones antes mencionado que

* Laboratorio de Estudios Sociales de la Ciencia, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
** Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.



han intentado obtener una explicación comprensiva sobre las causas de tales enfermedades. Sin embargo, estos intentos por sí solos se han quedado cortos en la tarea de desarrollar un modelo explicativo integrado. Sugerimos que mediante el uso de la teoría de construcción de nicho (TCN) se puede obtener un mejor entendimiento sobre la relación entre los elementos de la cultura y los de la biología que contribuyen al desarrollo de obesidad, diabetes y otras enfermedades asociadas. En este capítulo, queremos describir cómo la TCN podría ser utilizada específicamente para explicar el origen de condiciones varias del síndrome metabólico en las sociedades modernas, donde los ambientes y sociedades construidas inciden directamente en el surgimiento de las condiciones antes mencionadas, las cuales representan un serio problema de salud pública en la actualidad. Argumentaremos que la introducción de elementos de la genética, la epigenética y los elementos de la cultura heredables como el comportamiento (las tradiciones y las actitudes) a los modelos explicativos, también es necesaria en la descripción integral de este fenómeno. La narrativa por ende empezará con un breve recuento respecto a las adaptaciones evolutivas que se pueden encontrar en las poblaciones humanas de la actualidad, y la historia evolutiva de las mismas. Este repaso se proveerá de manera ilustrativa para poder dar pie a una discusión más amplia en donde se considere la teoría de construcción de nicho como una extensión de la síntesis evolutiva moderna, la cual considera no sólo los elementos genéticos como los únicos que pueden ser transmitidos de una generación a la siguiente y que puede conferir variabilidad sobre la cual actúe la selección natural. Para ello, analizaremos los postulados de la teoría de construcción de nicho y cómo la sinergia de elementos biológicos y culturales se presenta en la evolución humana. Posteriormente, haremos un recuento de los elementos heredables pertinentes en el caso del síndrome metabólico, desde los elementos tradicionalmente considerados heredables como los genéticos, hasta otros elementos biológicos heredables que no son parte del paradigma molecular como la herencia micribiótica. Además, se presentarán elementos culturales, sociales y económicos que juegan parte en la ocurrencia de condiciones metabólicas y se presentarán datos sobre las formas en que éstas pueden ser transmitidas de una generación a la siguiente. Finalmente, se presentarán datos que apoyan la hipótesis de que las condiciones medioambientales construidas en los últimos años en sociedades occidentalizadas pueden estar generando una presión selec-

tiva que favorezca el aumento de la frecuencia de variantes alélicas que confieran una protección a las enfermedades del síndrome metabólico, con un análisis de las implicaciones médicas, evolutivas y de salud pública que esta hipótesis tendría de ser comprobada.

2. Los seres humanos y su evolución

El surgimiento de los seres humanos modernos tuvo lugar en el continente africano hace unos 250,000 años aproximadamente, de acuerdo a las evidencias antropológicas, arqueológicas y genéticas disponibles actualmente (Brooks, Couvering, Delson y Tattersall, 2000). A partir de ese momento, los primeros seres humanos modernos migraron hasta colonizar todo el planeta (Stringer, 2003) Durante el lapso comprendido desde ese momento hasta hoy, podemos suponer que las poblaciones humanas han evolucionado al ser seleccionadas en los diversos ambientes a los cuales han sido expuestas, permitiendo la supervivencia de aquellos individuos mejor adaptados a las condiciones que cada uno de estos ambientes presentaba. Un primer enfoque para determinar la historia evolutiva de poblaciones humanas es encontrar las adaptaciones que han ido adquiriendo a lo largo del tiempo. Existen varias instancias de estas adaptaciones reportadas tanto en la literatura científica como en el imaginario popular. Por ejemplo, la pigmentación de la piel es un mecanismo que confirió a algunas poblaciones la capacidad de resistir la radiación solar ultravioleta, y ésta ha sido perdida en aquellas latitudes en donde la intensidad de rayos ultravioleta no es tan fuerte por lo cual la selección se redujo, permitiendo la reproducción diferencial exitosa de aquellos individuos que carecían de esta característica y por tanto tenían una piel más clara, y en consecuencia el aumento de la frecuencia de ésta. Sin embargo, se ha encontrado que las poblaciones humanas que se encuentran a latitudes lejanas al Ecuador se encuentran sujetas a una selección natural que aclara todavía más la piel, debido a la menor cantidad de radiación solar recibida a esas latitudes y la necesidad que tienen los individuos en estas poblaciones de sintetizar vitamina D, lo cual se realiza con mayor eficacia en ausencia de pigmentación (López *et al.*, 2014).

Otro ejemplo recientemente reportado es la adaptación que han desarrollado los individuos de poblaciones que se encuentran a altas altitudes para lidiar con menores concentraciones de oxígeno a más de 4000 metros sobre el nivel del mar.



El gen *EPAS1* codifica a un factor transcripcional que se activa durante condiciones de hipoxia, permitiendo una mayor captación de oxígeno en esas condiciones. Un alelo particular en este gen, y su respectivo producto, ha sido identificado en poblaciones que viven a grandes altitudes. Esta proteína mejora el transporte de oxígeno en ambientes donde éste es escaso. La población en donde este alelo fue caracterizado como una adaptación es la tibetana, donde los asentamientos humanos se encuentran arriba de los 4200 metros de altura sobre el nivel del mar (Simonson *et al.*, 2010). Otro gen que ha sido identificado como posible adaptación a grandes altitudes es *EGLN1*, el cual se ha visto sobrerrepresentado en distintas poblaciones que comparten condiciones de escasez de oxígeno debido a la altitud, como poblaciones andinas y tibetanas (Bigham *et al.*, 2013).

A pesar de ser ejemplos paradigmáticos de evolución rápida en la especie humana, varios autores se han cuestionado si este tipo de adaptaciones rápidas al ambiente son las únicas que han afectado al ser humano. Ann Gibbons, en un comentario editorial para la revista *Science* (Tracing Evolution's Recent Fingerprints, 2010), menciona que hay una gran variedad de estudios en los cuales se ha intentado buscar evidencia de selección positiva dentro del genoma humano, aunque ésta no haya sido tan fuerte y cuyos efectos se hayan fijado tan rápido como en los casos anteriores. Al respecto, existen dos escenarios posibles: que distintas versiones de un gen aumenten su frecuencia en poblaciones específicas como consecuencia de una selección que las vuelva adaptativas, o que varios genes que trabajen en conjunto para dar lugar a una característica benéfica sean seleccionados. En estos escenarios, la fuerza de la selección no sería tan grande a pesar de estar presente. El problema, menciona Gibbons, es que los métodos analíticos tradicionales probablemente pasen por alto dichas adaptaciones que pudieran sugerir un efecto de la selección natural en años recientes (Gibbons, 2010).

Más allá de identificar las adaptaciones a distintos ambientes en el pasado de nuestra especie, podemos preguntarnos si en la actualidad los seres humanos continuamos evolucionando. En 2010, Byars *et al* (2010) mostraron que las poblaciones humanas aún se encuentran en constante cambio, lo cual puede ser considerado un indicio de evolución. Utilizando los datos del Estudio del Corazón de Framingham —un importante estudio realizado desde 1948 hasta la actualidad en la ciudad homónima de Massachusetts, cuyo objetivo fue estudiar la epidemio-

logía de enfermedades cardíacas. En su estudio, Byars *et al.*, estudiaron a más de 5000 mujeres a quienes analizaron para características tales como peso, estatura, edad de primera reproducción, edad de la menopausia, presión arterial, colesterol, entre otras. Los autores de este artículo reportan haber encontrado que en efecto, varias características se encuentran evolucionando en la población estudiada. Concluyen que existe una selección causando "cambios evolutivos lentos y graduales", y predicen que los descendientes de estas mujeres están volviéndose menos altos (con una disminución del 1.3% en la estatura en diez generaciones), más fornidos (con un aumento del 1.4% del peso corporal en diez generaciones), tener niveles de colesterol más bajos (con una disminución del 3.6% mg/100ml de colesterol en las próximas diez generaciones), menor presión arterial (con una disminución proyectada del 1.9% en las siguientes diez generaciones), tener al primer hijo más temprano (que en promedio disminuirá 1.7% en diez generaciones de acuerdo a sus cálculos), y alcanzar la menopausia más tarde en sus vidas (con un aumento del 1.6% en promedio en diez generaciones).

El fundamento metodológico del Estudio del Corazón de Framingham trataba de encontrar indicios de evolución al medir la correlación entre las características estudiadas de cada participante y su éxito reproductivo, es decir, la cantidad de hijos que tuvo durante su etapa fértil. De tal modo, suponen los autores, si se encontrara tal correlación entonces se tendría una sospecha válida para suponer que existe selección natural operando sobre dicha característica. Los autores entonces calcularon la heredabilidad de las características señaladas previamente analizando la variación total que existía entre dos generaciones y así poder determinar el porcentaje de variación que puede ser atribuible a herencia directa de una generación a la otra. Igualmente, dado que la variación que es explicada por herencia directa puede afectar a más de una característica fenotípica —algo esperado en este estudio debido a las características analizadas tales como colesterol y tensión arterial—, los datos observados además debían ser normalizados para covariancia con tal de determinar de la manera más precisa posible la heredabilidad de cada rasgo. Además, los autores tomaron la información de lo que suponen es selección operando sobre un rasgo y la heredabilidad calculada para estimar con cierta confianza sobre cuanto cambio se puede esperar en cada generación futura. Esto, en otras palabras, puede ser considerado la cantidad de cambio que sufrirá cada característica con cada generación cuya

causa sea selección natural, y con ello, armar un argumento para predecir cómo evolucionarán las siguientes generaciones.

Una limitante de las predicciones reportadas por el estudio de Byers *et al.*, es que el cálculo de la heredabilidad, que determina la cantidad de variación heredada de una generación a la otra, no necesariamente se debe a factores genéticos. Pueden existir factores ambientales que sean heredados de una generación a otra sin que exista un componente genético asociado. De igual manera, este sesgo puede verse afectado por cambios en los elementos heredables que no son de origen genético, como la cultura. Bajo esta lente, podemos especular más a detalle sobre las implicaciones de los resultados obtenidos por Byars *et al.*, (2010). En su estudio, determinaron que el periodo reproductivo de las mujeres se está ampliando, teniendo al primer hijo más temprano y con un retraso en la aparición de la menopausia. ¿Qué puede estar causando esto? Si bien una explicación puramente biológica puede ser formulada —tal como sugieren los autores del estudio al proponer que quizá exista un efecto de la selección sobre las hormonas sexuales, es igualmente probable que la respuesta se encuentre en la cultura. Es posible especular que en aquellas familias en donde se haya tenido un hijo temprano en la vida, se transmitirá dicha tendencia a la siguiente generación de manera meramente cultural. Si bien no es posible asegurar lo anterior sin datos empíricos que lo respalden, sírvase como ejemplo de cómo podría estar operando un elemento cultural y no biológico como elemento seleccionador.

Otra crítica importante a este estudio surge al cuestionar los supuestos que los autores utilizan para hablar de selección natural en poblaciones humanas. Si bien el éxito reproductivo de una generación es importante para la transmisión de variación hereditaria que pueda ser sujeta a selección, sería necesario analizar qué tanta adecuación les es conferida por esta selección al ambiente en el cual se desarrollan. No obstante, como ha sido mencionado previamente, la variación heredada probablemente no tenga un origen exclusivamente biológico, sino ambiental e inclusive cultural, por lo cual resultaría complicado hablar de una selección "natural" por sí misma. Finalmente, una última crítica metodológica que se puede mencionar del Estudio del Corazón de Framingham es el supuesto que se hace al medir el éxito reproductivo de la población estudiada con la cantidad de hijos, lo cual también puede estar enmascarando efectos culturales.

A pesar de lo anterior, los resultados del Estudio del Corazón de Framingham sugieren fuertemente que las poblaciones humanas se encuentran efectivamente en constante cambio, e inclusive predicen que este cambio —que podría considerarse en cierta medida como un cambio evolutivo— continuará en la misma dirección aunque con menor intensidad en las siguientes generaciones. No obstante, hay algunos detalles que considerar en tales predicciones para poder entender este fenómeno de manera más integral. De entrada, todas las estimaciones están asumiendo para poder funcionar que los ambientes en los cuáles se desarrollarán las siguientes generaciones permanecerán sin cambios. Así, si los ambientes no cambian, la selección continuará operando de la manera observada y la probabilidad de que la predicción sea correcta será mayor. Pero este supuesto resulta especulativo y en un mundo cambiante, probablemente el medio ambiente donde se desarrollen las generaciones futuras cambie de tal modo que la selección natural comience a operar de una manera distinta. Este problema con el estudio sólo podrá ser resuelto con un monitoreo constante de las condiciones ambientales que compartan los descendientes de las mujeres de este estudio.

3. Biología, ambiente y cultura

En el apartado anterior se discutía la dificultad de separar los elementos biológicos y los ambientales en un análisis evolutivo contemporáneo, así como los distintos modos de herencia que pueden existir de una generación a otra. Por un lado, tenemos que la herencia biológica la cual se basa en la transmisión del material genético y la información que éste contiene mediante la reproducción sexual. Sin embargo, éste no es el único modo de herencia que existe. El genetista y biólogo evolutivo Francisco J. Ayala menciona que existe un modo de herencia basada "en la transmisión acumulativa de la experiencia de generación en generación", es decir la herencia cultural (Ayala, 2006).

El material genético es limitado en el sentido de la cantidad de información que puede albergar y el alcance que dicha información puede tener sobre un individuo. Los genes pueden tener efectos muy específicos en las características fenotípicas de un organismo, y la interacción de varios genes puede conferir algún tipo de predisposición a condiciones complejas. La selección natural puede operar con la variación existente en los genotipos, expresados en sus correspondientes

fenotipos. La reproducción diferencial de los organismos cuyas variaciones los vuelven más o menos aptos a las condiciones del ambiente es la fuerza motriz que de manera clásica describe la evolución por selección natural. No obstante, como menciona Ayala, la evolución cultural sería un modo mucho más rápido de adaptación al ambiente, dada la cualidad que tiene de ser diseñado por el intelecto y creatividad humana, con lo cual además se vuelve un modo más efectivo de adaptación a las condiciones del medio (Ayala, 2006).

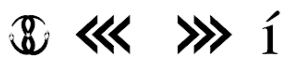
No obstante, el ser humano no es el único organismo que puede modificar las condiciones del medio ambiente en su beneficio. Si bien los seres humanos somos los que tenemos la habilidad exclusiva de desarrollar cultura en el sentido estricto de la palabra, las modificaciones al medio ambiente son una actividad que realizan todos los seres vivos constantemente. Richard Lewontin (1974; 1991) fue uno de los primeros biólogos evolutivos que presentó la idea de que los organismos construyen activamente los ambientes que habitan. Lewontin comienza cuestionando la visión adaptacionista de la evolución, la cual sostiene que los seres vivos son meramente sujetos sometidos a los efectos de un medio ambiente fluctuante que actúa sobre ellos, y de una selección que permite la supervivencia y reproducción diferencial de aquellos individuos que resultan mejor adaptados a este ambiente. Lewontin menciona que esta visión anticuada de la relación entre los seres vivos y el medio ambiente, que se remonta a Darwin, debe ser superada al reconocer que los organismos vivos participan activamente en la construcción de los ambientes donde se desarrollan, es decir, una visión constructivista de la evolución. Así, el ambiente no es el elemento al cual se deben adaptar los seres vivos, sino que éstos últimos pueden modificar al primero para lograr obtener algún tipo de ventaja que les permita la supervivencia, dejando atrás el papel pasivo al cual la teoría de evolución por selección natural los ha constreñido durante décadas. De acuerdo con Lewontin, esta visión construccionista nos obliga además a pensar en la relación que tienen los genes con el ambiente, dado que si los genes habilitan a un organismo a desarrollar un conjunto de acciones que permitan modificar el ambiente, entonces el cambio en los genes también involucraría un cambio en los ambientes que estos organismos habitarían y reconstruirían a lo largo de sus vidas (Lewontin, 1974; 1991).

La propuesta de Lewontin en cuanto a la relación que tiene el ambiente en la constitución genética de los organismos y cómo éstos pueden modificar

progresivamente sus medios fue desarrollada posteriormente por Michael O'Brian y Kevin Laland en dos postulados más amplios: la **teoría de construcción de nicho** y de la **teoría de coevolución genes-cultura** (Laland y O'Brien, 2012). De acuerdo a estas teoría la interacción entre la cultura y la biología de los organismos, y en particular de los seres humanos, ha contribuido fuertemente a la selección de varias características que resultan adaptativas, las cuales a su vez pueden ser modificadas por los propios organismos para modificar la selección en sus ambientes y así codirigir el rumbo de su propia evolución y la de otros organismos.

Una definición amplia del concepto de cultura es el proceso mediante el cual los miembros de una sociedad comparten un complejo conjunto de comportamientos, creencias, tradiciones, valores y actitudes, así como los productos materiales que se derivan de este conjunto de elementos ideológicos. Estas características que conforman la cultura las puede adquirir un individuo mediante procesos como la enseñanza, la imitación, y otros procesos de sociabilización (Laland, Odling-Smee, y Myles, 2010). De tal forma que se puede apreciar cómo este conjunto de elementos culturales pueden considerarse heredables, al ser transmitidos de una generación a la siguiente aunque no por mecanismos biológicos. Este conjunto de elementos culturales conforman en sí mismos un medio ambiente que puede favorecer la selección de unos u otros. Por ejemplo, los elementos culturales que sean favorables a una generación, que sean heredados, y que además resulten favorables a la siguiente generación, serán retenidos con mayor probabilidad que aquellos que no confieran una ventaja adaptativa a la propia cultura en un contexto geográfico y temporal bien definido.

O'Brien y Laland (2012) mencionan que los antropólogos han presentado indicios de cómo la cultura ha afectado fuertemente la condición humana, sin embargo proponen que el modelo explicativo de la teoría de coevolución genes-cultura es mucho más poderoso para describir los cambios observados en la evolución humana que si se toman a la evolución biológica o los efectos de la cultura por sí solos. Esto abre un panorama en el cual además los seres humanos somos quienes fungimos como una fuerza seleccionadora de la cultura, además de la selección que la cultura puede ejercer sobre nosotros. Así, al modificar nuestros ambientes a través de la cultura, vamos construyendo el nicho en donde se irán seleccionando las características biológicas que puedan resultar adaptativas para



las siguientes generaciones, por lo cual la teoría de construcción de nicho sugiere que esta capacidad de modificar el nicho (nuestro medio ambiente con los elementos biológicos y culturales) nos confiere la capacidad de moldear el devenir de nuestra evolución, conscientemente o no.

A estas alturas surge la pregunta sobre cuál es la relevancia de la teoría de construcción de nicho que proponen O'Brien y Laland, considerando que tenemos modelos evolutivos que describen la coevolución de varias especies. De acuerdo con ambos autores, el modelo explicativo convencional de coevolución involucra a dos o más especies en donde una de ellas sufre algún cambio por selección natural que afecta a la otra, cambiando el ambiente en donde la selección natural opera para la segunda. De esta manera, "la adecuación de cada genotipo en una especie depende del alelo, del genotipo o las frecuencias individuales en la otra especie" (O'Brien y Laland, 2012) Por otro lado, en la teoría de construcción de nicho la modificación ambiental se vuelve un **proceso evolutivo** que da mayor importancia a las influencias del medio ambiente y en otros mecanismos de información heredable que en conjunto moldean al organismo que en ese ambiente se desarrolla (Laland y O'Brien, 2012; O'Brien y Laland, 2012). Este cambio en la percepción tiene consecuencias importantes en nuestra manera de entender la selección natural que serán ilustradas con el ejemplo de la agricultura, con el cual lo explican Laland y O'Brien.

Con el surgimiento de la agricultura, la ganadería, y en general la domesticación de otras especies, el ser humano comenzó la construcción de un medio ambiente en donde elementos no genéticos tuvieron distintas consecuencias al ser transmitidos a las siguientes generaciones. O'Brien y Laland mencionan que no podemos decir que estas actividades sean producto de la selección natural dado que no existen alelos específicos que fueran seleccionados porque confirieran una ventaja a los descendientes de quienes practicaban estas actividades. El surgimiento de estos fenómenos culturales no puede ser considerado como una adaptación al ambiente causada por selección natural, aunque tales fenómenos se encuentran modificando fuertemente el ambiente en el cual se desenvuelven las siguientes generaciones y otras especies. El proceso evolutivo de construcción de nicho originado es el que permite que la selección natural actúe sobre la variación existente en las especies involucradas, tales como cereales y animales domesticados o el humano mismo. De esta manera, el que la selección natural

pueda actuar debe ser considerada una consecuencia, y no la causa, del surgimiento de tales nichos culturales como la agricultura.

Podemos ilustrar esto con el surgimiento de distintas adaptaciones en los seres humanos. Una vez que fue puesto en marcha el proceso evolutivo en el cual las prácticas culturales de la domesticación dieron origen a la agricultura y la ganadería, el ser humano comenzó a ejercer selección artificial sobre distintos cereales y animales como vacas y cabras. Los cambios en estas especies fueron seleccionados para suplir las necesidades de los seres humanos que los utilizaban para alimento. Al mismo tiempo, los seres humanos fueron sujetos de selección natural gracias a la modificación que ejercieron en su propio nicho. Por ejemplo, aquellas poblaciones humanas en donde se practicó el pastoreo comenzaron a consumir leche y productos derivados de la misma como fuente de alimento.

De manera natural, los niveles de la enzima lactasa, aquella que ayuda a metabolizar la lactosa de la leche, se encuentran altos durante el periodo de lactancia de los infantes, y su nivel disminuye con el paso de los años. En las poblaciones donde el consumo de leche animal comenzó a ser una práctica habitual surgió una variación genética que confería la capacidad de metabolizar la lactosa durante más años a aquellos individuos que la poseían, y en relativamente pocas generaciones la frecuencia alélica que confería tal adaptación a sus descendientes se vio favorecida por la selección natural, aumentando su frecuencia dentro de la población. Se ha encontrado que esta adaptación genética surgió de manera independiente en las poblaciones que comenzaron a utilizar leche de vaca en Europa y aquellas que incorporaron leche de cabra y sus derivados en África o productos lácteos de caballo en Asia Central (Swallow, 2003). Por otro lado, en aquellas poblaciones en donde el pastoreo no formó parte de la cultura, dicha variación no aumentó su frecuencia al no estar sujetas a selección natural positiva. Para la teoría de coevolución genes-cultura, adaptaciones como ésta surgieron a partir de prácticas culturales que influyeron directamente en los seres humanos, prácticas que fueron heredadas de manera no biológica durante la consolidación de las civilizaciones que las realizaban y que afectaron los cuerpos de los seres humanos que conformaban dichas poblaciones. No sólo los seres humanos fueron influenciados por este proceso, sino también los propios animales domesticados para la producción de leche fueron seleccionados artificialmente por la acción del ser humano. Para la teoría de construcción

de nicho, fue justamente la generación de un nuevo nicho lo que permitió que la selección actuara sobre los organismos, incluido el humano, generando los cambios adaptativos al nuevo ambiente al paso del tiempo. Es por ello que para la teoría de construcción de nicho la operación de la selección natural que creó dichas adaptaciones es una consecuencia de la emergencia del nicho (Laland y O'Brien, 2012).

4. Herencia biológica molecular: genética y epigenética

El postulado de la teoría de construcción de nicho nos obliga a repensar los fenómenos evolutivos de un escenario donde la variabilidad genética y la cultural coevolucionan, permitiendo el surgimiento de nichos producto de esta evolución conjunta, nichos que a su vez se heredan. Este fenómeno puede considerarse un proceso evolutivo que potencia el surgimiento de nuevos fenómenos evolutivos que no surgirían de otra manera, como la selección o la deriva. Determinar todos los elementos variables, heredables y que pueden ser sujetos o potenciar el surgimiento de la selección natural se vuelve una tarea integradora que puede ayudarnos a comprender con mayor detalle la forma en que la evolución se encuentra actuando en un momento determinado. Al respecto, Eva Jablonka y Marion Lamb han propuesto que la herencia puede actuar en cuatro dimensiones: la genética, la epigenética, la conductual y la simbólica (Jablonka y Lamb, 2008). La primera dimensión, la genética, es la manera tradicional en la que pensamos la herencia de caracteres que pueden ser sujetos a selección, en lo que Jablonka y Lamb denominan "herencia dura". La segunda dimensión, la epigenética, abre la puerta a lo que denominan "herencia blanda", donde distintas condiciones pueden ser heredadas sin que existan cambios permanentes en el material genético de los individuos, sino en la expresión del mismo. Dichos cambios se dan por el ambiente y no son permanentes necesariamente, lo cual significa que son reversibles y su duración no será prolongada en términos evolutivos. Esto abre la puerta a pensar en las condiciones medioambientales que pueden afectar temporalmente los patrones de expresión de aquellos genes que se vean afectados. Con la tercera y cuartas dimensiones, la conductual y simbólica respectivamente, se toma la idea de cómo los elementos culturales pueden ser transmitidos por generaciones sin necesidad de pasar por el material genético.



Actualmente se ha identificado en distintas poblaciones humanas una tendencia a aumentar desproporcionadamente de peso, condición conocida como obesidad. El estudio de la genética y sus implicaciones en la salud ha sido un tema sobre el cual se ha realizado una considerable cantidad de investigación en el último par de décadas. El sueño dorado de la genómica funcional ha sido el encontrar un mecanismo causal que pueda explicar condiciones complejas como la obesidad, la diabetes u otras enfermedades asociadas al síndrome metabólico, para poder ofrecer una intervención efectiva, ya sea terapéutica o preventiva, a la creciente epidemia de tales condiciones (World Health Organization, 2016). Sin embargo, este sueño se ha desmoronado repetidas ocasiones ya que la información genética no ha podido ofrecer por sí sola dicho modelo explicativo comprehensivo, a pesar de los avances que ha logrado (Rankinen *et al.*, 2006; Yang, Kelly, y He, 2007).

Uno de los primeros intentos por explicar el componente genético de la obesidad fue postulado por el profesor de la Escuela de Medicina de Michigan James Neel en 1962. De acuerdo a la Hipótesis de Neel (1962), los humanos dependen de ciertos genes adaptados durante la historia evolutiva del humano para que sus cuerpos fueran excepcionalmente eficientes para utilizar la energía disponible en los ambientes que habitaban. Nuestros ancestros, cuyo estilo de vida era de cazadores-recolectores, debían caminar grandes distancias para poder alimentarse esporádica y ocasionalmente, dada la poca disponibilidad de alimentos. Dada esta escasez de alimentos, sus organismos se fueron adaptando a comer cuanto pudieran mientras el alimento estuviera disponible y preferir los alimentos grasos que permitían almacenar altas cantidades de energía que después se almacenaría en los depósitos grasos del cuerpo, para posteriormente utilizar estas reservas energéticas para sobrevivir largos periodos sin alimentarse. De acuerdo a Neel, estas adaptaciones que optimizaban el uso energético de los recursos se incorporaron a nivel genético, formando así un "genotipo ahorrador" como ha sido llamada esta hipótesis (Neel, 1962). Tal estrategia ahorradora explicaría por qué, al paso de los años, la estrategia energética adaptada en nuestros genomas resultaría inadecuada en condiciones ambientales de relativa abundancia como en nuestros días.

Tiempo después se comenzaron a postular genes que conferían una predisposición a la obesidad, y que se acomodaban a la hipótesis del genotipo ahorrador



de Neel. Uno de ellos es el gen FTO, del cual se identificó un alelo que volvía a sus portadores de un 22% a un 70% más probable el desarrollo de la condición en comparación con individuos con variantes alélicas diferentes (Frayling, Timpson, Weedon y Zeggini, 2007; Dina, Meyre, Gallina, Durand y Körner, 2007). El mecanismo de acción de FTO ha sido explicado por dos vías principalmente. La primera vía propone un papel de la proteína FTO en la regulación de la termogénesis y la correspondiente acumulación o utilización de lípidos en el cuerpo (Claussnitzer, Dankel, Kim y Quon, 2015). La segunda explicación propone que ciertas variantes del gen FTO producen una enzima que inhibe incorrectamente la acción de la ghrelina, también conocida como la "hormona del hambre", dado que su función es enviar la señal de hambre al sistema nervioso. La ghrelina, al no ser inhibida correctamente, hace que los individuos tienden a ingerir mayores alimentos (Karra, O'Daly, Choudhury y Yousseif, 2013). Otro gen cuyas variantes alélicas de riesgo podían trastornar la señalización de saciedad es el que codifica la hormona leptina, que tiene un mecanismo similar al mencionado para FTO (Jéquier, 2002). No obstante, la regulación del apetito no es la única vía por la cual un individuo puede estar predispuesto a la obesidad. La aparición de esta condición puede deberse a múltiples factores, como alteraciones en la digestión, la disposición de grasa, la quema de energía o el metabolismo básico, todos ellos factores que están bajo cierto nivel de control genético e influencia ambiental. Se ha calculado que la red de regulación genética que mantiene la homeostasis del cuerpo en los aspectos mencionados previamente asciende a 250 loci (Rankinen *et al*., 2006), razón por la cual no podemos reducir el fenómeno a un puñado de genes y esperar al mismo tiempo tener un poder explicativo amplio.

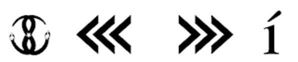
Otra forma de herencia, la epigenética, ha intentado ofrecer una explicación al fenómeno de condiciones metabólicas que considera, además, las condiciones ambientales en las cuales se desenvuelven las madres gestantes. Tales condiciones ambientales pueden producir cambios en la expresión genética que serán heredadas a su descendencia. Este fenómeno se ha bautizado con el nombre de "fenotipo ahorrador", en un paralelismo con el genotipo ahorrador descrito párrafos atrás, y sostiene que aquellas condiciones que lleven a un crecimiento fetal reducido se asocian a diversas condiciones crónicas del síndrome metabólico, entre otras (Hales y Barker, 1992). Existen dos ejemplos que lo ilustran. El primer ejemplo involucra a los descendientes de aquellas mujeres de los años cincuenta

en Estados Unidos cuyos embarazos se llevaron a cabo en condiciones de baja ingesta calórica, quienes tenían permitido fumar y que además no solían dar pecho a sus hijos. Estas condiciones de las madres gestantes, según la hipótesis de Melinda Sothern, pudieron haber cambiado los patrones de expresión genética en respuesta de los productos en gestación debido a este aparente estímulo de escasez, para así aprovechar los recursos energéticos de manera más eficiente, es decir, se creó un fenotipo ahorrador (Sothern, 2010).

Otro ejemplo que se ha vuelto paradigmático es el caso de la Hambruna Holandesa de 1944 y 1945. Tras un período durante el cual la población holandesa sobrevivió en condiciones de baja ingesta calórica, se sugiere que distintos cambios en la expresión genética durante la gestación predispusieron a los descendientes de dicha población a condiciones tales como obesidad, hipertensión, estabilización a la tolerancia a la glucosa, enfermedades del corazón, entre muchas otras, originando de igual manera un fenotipo ahorrador (Kyle y Claude, 2006). En ambos ejemplos, el surgimiento de los problemas del síndrome metabólico asociados al supuesto cambio epigenético resultó del cambio en las condiciones de vida de los descendientes de aquellas generaciones que originaron la modificación en los patrones de expresión. Así, un fenotipo ahorrador programado para condiciones de carestía, en un ambiente de bonanza al principio, y uno de excesos años más tarde, probablemente resultó en un almacenamiento excesivo de depósitos energéticos. Por supuesto, esta explicación todavía tiene que defenderse empíricamente. Aun cuando la hipótesis del fenotipo ahorrador ha reunido evidencia experimental razonable utilizando modelos murinos (Hales y Barker, 2001; Ozanne y Hales, 2002), para poblaciones humanas esta hipótesis tiene un estatus de anecdótico, con observaciones que apuntan a diferentes patrones de metilación que interfieren en intervenciones de pérdida de peso (Moleres *et al.*, 2013), entre otras.

5. Más allá de la herencia biológica molecular: limitaciones de la explicación (epi)genética y elementos adicionales de herencia biológica

Considerando las limitaciones y críticas que se han hecho a las hipótesis del genotipo y fenotipo ahorradores (Diamond, 2003; Speakman, 2006; Gibson, 2007), una



alternativa al modelo explicativo que concierne a los elementos moleculares de la herencia (i.e. los elementos genéticos y epigenéticos) sería considerar que existen combinaciones alélicas en la red de regulación genética que por interacción génica, complementación de dosis genética o la propia interacción con el ambiente en el que se desarrollen pueda predisponer por distintas vías a un organismo a las condiciones metabólicas de interés. Proponemos así una nueva hipótesis de trabajo que ponemos a consideración: existe una red genética dedicada al mantenimiento de la homeostasis energética del cuerpo, cuyas diferentes variantes alélicas y patrones de expresión pudieran considerarse una adaptación a un ambiente o condiciones particulares dada una historia evolutiva específica. Esta red genética, su historia evolutiva y la regulación de los elementos que la confieren en un ambiente específico podrían conferir una adaptación adecuada a las condiciones del medio y la consecuente protección a las variaciones del mismo, o una predisposición a desarrollar alguna de las condiciones del síndrome metabólico ante un cambio drástico del ambiente donde se desarrolla el individuo. La propuesta de una red genética intenta, además, alejarse de una explicación molecular determinista y simplificada, y en consecuencia considerar que los efectos de cada variante alélica pueden estar enmascarados o potenciados por otra variante. Así, se considera la propia complejidad de las condiciones estudiadas sin desestimar los efectos que algunos alelos o patrones de expresión puedan tener sobre el fenotipo.

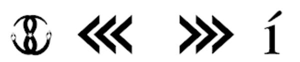
Un componente biológico no molecular que ha sido identificado como un elemento que contribuye a la homeostasis energética del cuerpo es la microbiota intestinal, es decir, la comunidad de mircoorganismos que habita en el tracto gastrointestinal del ser humano (Musso, Gambino y Cassader, 2010). Algunos estudios han concluido que aquellos individuos cuya microbiota intestinal tiene la capacidad de procesar y extraer energía de la dieta promueven un aumento en la biodisponibilidad de compuestos de alta densidad energética en el anfitrión, lo cual se traduce en un aumento significativo de peso (Turnbaugh *et al.*, 2006). Por otro lado, algunos estudios han encontrado que la ingesta de cierto probióticos específicos permite la disminución de la grasa corporal, lo cual fortalece la hipótesis sobre el vínculo existente entre la microbiota intestinal y el balance energético de sus anfitriones (Kadooka *et al.*, 2010). Adicionalmente, se ha observado que los perfiles microbióticos de los individuos pueden ser transmitidos de una generación a la siguiente, lo cual sitúa a la microbiota como un elemento

biológico más que puede ser heredable. Además, se ha observado que el genoma y expresión genética de las microbiotas intestinales, es decir, los microbiomas, interaccionan con la genética de su organismo anfitrión con efectos sobre el fenotipo de este último (Goodrich *et al.*, 2014; Beaumont *et al.*, 2016). Estas observaciones abonan a la hipótesis presentada previamente en la cual los elementos heredables que fungen como agentes causales de algún fenotipo en particular interaccionan entre sí y sus efectos pueden variar de acuerdo a innumerables combinaciones. Así, además de considerar una red genética en donde interaccionan alelos y patrones de expresión, habría que considerar la manera en la cual ésta red afecta al microbioma intestinal y viceversa, aumentando un nivel de complejidad a nuestro modelo hereditario.

6. Biología, cultura, y la herencia no-biológica

Los elementos hereditarios biológicos (i.e. alelos, patrones de expresión y microbiotas), pueden comenzar a arrojar luz en cuanto a múltiples cuestiones que han servido para explicar la predisposición biológica a las condiciones del síndrome metabólico: por qué algunas personas son propensas a comer de más y por qué este consumo en demasía afecta más a algunos individuos que a otros dada la eficiencia del organismo para la utilización de los recursos energéticos. Sin embargo, dentro de los elementos biológicos heredables que han sido mencionados aún falta hacer mención de otros elementos transmitidos de una generación a la siguiente que puedan estar jugando un papel en el desarrollo de estas enfermedades: los elementos ambientales. ¿Qué es lo que los individuos están comiendo para que la ingesta calórica genere un aumento desmedido de peso? ¿Son estas decisiones heredables a sus descendientes? ¿Cuáles son los hábitos alimenticios en las poblaciones donde se encuentran estas variantes genéticas? Al respecto, se sabe que los ambientes y la cultura compartida por los individuos influye fuertemente en los hábitos alimenticios que desarrollan a lo largo de la vida (De Castro, 1997; Christakis y Fowler, 2007).

De especial interés para completar la imagen resultará cómo los hábitos alimenticios, la cultura y las condiciones socioeconómicas de tales poblaciones pueden contribuir a la incidencia de enfermedades. Desde un punto de vista antropológico, el acto de alimentarse no sólo se considera la satisfacción de una



necesidad fisiológica, sino un proceso cultural adaptativo y social que depende de las condiciones del tiempo y el espacio donde se desarrollan los individuos. Por lo tanto, conocer las maneras de consumir y preparar los alimentos puede darnos una cantidad considerable de información en cuanto al funcionamiento de una sociedad. Es necesario, entonces, pensar en los alimentos no sólo como mercancía o satisfactores sino como un fenómeno complejo que engloba componentes biológicos, sociales y psicológicos (Contreras, 2005; Ferzacca, 2012).

El cambio en los estilos de vida de los seres humanos ha generado que haya un cambio en las dietas y la cultura de la alimentación. Se ha propuesto que este cambio es una consecuencia de la urbanización y occidentalización de algunas localidades, que han remodelado la forma de vida de las personas generando migraciones de áreas rurales a las grandes ciudades, un estilo de vida muy acelerado, la pérdida de la convivencia familiar, la mecanización del transporte, el sedentarismo, la inseguridad en las calles y falta de hábitos de ejercicio, entre otros (Peña y Bacallao, 2000; Ulijaszek y Lofink, 2006). Un ejemplo descrito de estas condiciones de "occidentalización" se ha observado en las comunidades aborígenes polinesias, micronesias y del sur de Australia, en dónde se han observado mayores índices de desarrollo de condiciones metabólicas como la diabetes en las poblaciones que fueron urbanizadas en contraste con aquellas que permanecieron intactas, donde la incidencia de estas condiciones sigue siendo muy baja (Zimmet, 1987).

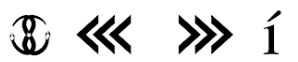
Las nuevas formas de resolver necesidades alimenticias básicas dadas por la urbanización y occidentalización a nivel mundial pueden estar contribuyendo en gran medida al aumento de la tasa de obesidad, diabetes y otras enfermedades, especialmente en países en desarrollo donde estas condiciones de vida se dan con mayor frecuencia. En años recientes, se ha encontrado además una asociación entre el estatus socioeconómico de los individuos y la tendencia a la obesidad, donde los individuos más pobres tienden a ser más obesos (Reidpath, Burns, Garrand, Mahoney y Towsend, 2002; Drewnowski y Specter, 2004; Pampel, Krueger y Denney, 2010). Esta observación nos obliga a analizar los hábitos, posibilidades y condiciones de vida que experimentan quienes viven en condiciones de pobreza en sociedades industrializadas. Los elementos culturales y ambientales deben ser incorporados a nuestros modelos explicativos para intentar describir el fenómeno de una manera más congruente. Algunos estudios han sugerido que las condiciones socioeconómicas, hábitos nutricionales y conductas

alimenticias pueden ser transmitidas por aprendizaje, imitación, enseñanza o apropiación entre generaciones (Musick y Mare, 2006) o entre individuos de la misma generación (Christakis y Fowler, 2007). La cultura compartida por un grupo de personas influye fuertemente en sus decisiones individuales, por lo cual este modo de transmisión de información debe ser considerado dentro de los modelos explicativos de la herencia (Jablonka y Szathmáry, 1995).

7. Nicho construido y condiciones humanas: el caso del síndrome metabólico

Los hábitos alimenticios y estilos de vida son dos elementos que pocas veces se intentan integrar directamente a los modelos explicativos de la biología de la enfermedad metabólica. No obstante, algunos intentos han logrado avances en cuanto a la correlación de estilos de vida, estatus socioeconómico y lugar de vivienda con condiciones médicas como la obesidad (Egger y Swinburn, 1997; White, 2007). Durante algún tiempo, se propuso que las vulnerabilidades individuales se podrían ver potenciadas en ambientes de carestía, utilizando a la obesidad —entre otros fenómenos médicos— como el ejemplo paradigmático. A esta teoría se le dio el nombre de "Amplificación de la Carestía", un proceso que, de acuerdo a sus autores "se aplica a toda la gama de influencias ambientales sobre la salud, por el cual las desventajas derivadas de ambientes de calidad más pobre (…) amplifican las desventajas individuales (…) de manera perjudicial para salud" (Macintyre, Maciver y Sooman, 1993). El postulado de la "Amplificación de la Carestía" sugiere que los ambientes obesogénicos suelen estar asociados a los estratos más precarios de la sociedad occidentalizada, volviéndolos más vulnerables a las condiciones del síndrome metabólico. No obstante, una explicación que surge desde lo "ecológico" también tiene sus limitaciones, y no son aplicables en todos los escenarios descritos originalmente por los autores, tal y cómo rectificaron ellos mismos en un estudio subsecuente (Macintyre, 2007).

Tomando en cuenta que tanto los elementos biológicos como los culturales compartidos son heredados, y ante la información con la que contamos en este momento, podemos hacer varias observaciones. Primero, existe un componente biológico heredable que puede predisponer, con sus limitantes, a las condiciones del síndrome metabólico. Segundo, los ambientes construidos en últimos años



propician el surgimiento de ambientes y estilos de vida obesogénicos y diabetogénicos, donde hay pocas oportunidades de equilibrar la ingesta energética con el gasto de la misma dadas las condiciones socioeconómicas de las poblaciones vulnerables. Tercero, estas características ambientales y culturales son transmitidas de generación a generación y compartidas entre individuos contemporáneos en un modo de herencia lateral. Cuarto, la predisposición a las enfermedades metabólicas dada por el componente biológico (genético, epigenético y microbiótico) puede estar amplificada por las condiciones de carestía de los ambientes construidos en algunas sociedades occidentales modernas.

Nuestros ambientes construidos y materializados en la estructura de nuestras sociedades modernas pueden estar disminuyendo la adecuación de las poblaciones humanas, considerando que las condiciones del síndrome metabólico cada vez afectan más a individuos jóvenes, como se pone en manifiesto con las altas incidencias de obesidad infantil y diabetes tipo 2 en adolescentes a nivel mundial permitiendo que cada vez más la selección actúe eliminando a los individuos menos adaptados al ambiente creado (World Health Organization, 2016). Esta observación es acompañada por el descubrimiento de ciertas variantes alélicas que confieren protección ante la incidencia de enfermedades que conforman el abanico de condiciones del síndrome metabólico (Di Rienzo y Hudson, 2005). Se ha identificado que estas variantes alélicas de protección son de surgimiento reciente, contrario a las variantes alélicas que confieren una predisposición a desarrollar enfermedades como diabetes, obesidad o hipertensión, las cuales han sido catalogadas como ancestrales dada su presencia en otros homínidos como el chimpancé. El modelo evolutivo propuesto por Di Rienzo y Hudson (2005) implica que la selección natural está actuando positivamente sobre los alelos que confieren una protección a condiciones diversas, incluyendo obesidad, hipertensión y enfermedad coronaria.

Si este último punto es cierto, entonces podemos sugerir que nos encontramos ante un caso de Construcción de Nicho. Si en efecto la selección está ocurriendo en los casos particulares que se identifican en el estudio de Di Rienzo y Hudson, entonces podríamos esperar que en algún momento aquellos individuos mejor adaptados a las condiciones del nicho construido mediante las prácticas culturales y socioeconómicas actuales tengan mayores tasas de reproducción y supervivencia, adecuando a los seres humanos a este nicho. Más información debe ser incorporada a este modelo para robustecerlo, incluyendo los análisis particulares

que permitan determinar si las variantes alélicas que proporcionan “protección” a las condiciones del síndrome metabólico surgieron en un marco temporal similar a la occidentalización de las sociedades humanas.

No obstante, tomar conciencia de este fenómeno también nos posibilita para tomar las medidas necesarias que sean pertinentes para que los ambientes y nichos construidos por las condiciones culturales y socioeconómicas de los seres humanos estén mejor alineadas a lo que hasta ahora conocemos de nuestra constitución biológica y las predisposiciones dadas por nuestra historia evolutiva, aminorando de esta manera la presión selectiva que surge a partir de los ambientes en los cuales nos desarrollamos. En otras palabras, podemos adaptarnos mediante la cultura a la constitución genética particular que nos ha sido heredada.

8. Conclusiones

Las condiciones de vida contemporáneas compartidas por gran parte del mundo occidental globalizado han fomentado que los seres humanos nos encontremos embebidos en un ambiente que en los últimos años ha generado un cambio cultural, un cambio en el proceso que permite dar a sus vidas sentido y explicación, y en muchos casos se podría argumentar que los individuos no han tenido los recursos para asimilar este cambio de manera adecuada. Se ha reportado un impacto limitado en las intervenciones individuales en contra la diabetes, hipertensión y obesidad, dadas las limitaciones que tienen los modelos explicativos que consideran exclusivamente los agentes causales biológicos o ambientales (Garner y Wooley, 1991). Es por ello que últimamente se han propuesto intervenciones comunitarias, ambientales y culturales, que ayuden a subsanar aquellos elementos que ponen en riesgo de desarrollar condiciones metabólicas a las poblaciones vulnerables (Cummins y Macintyre, 2006).

La integración de información de distintas fuentes para explicar estos fenómenos es una tarea de gran complejidad. Sin embargo, es una tarea necesaria para poder comprender las consecuencias que puedan tener algunas decisiones humanas. Es por ello que el estudio de la herencia de distintos factores, y no solo los genéticos, puede tener especial relevancia no sólo para la biología como ciencia sino para la bioética y la política pública. Identificar los factores culturales, ambientales y epigenéticos que contribuyan a la heredabilidad observada de cada



uno de los rasgos analizados puede influir en una amplia gama de decisiones médicas y de salud pública.

El desarrollo de estos modelos integrativos seguramente será una tarea de enorme complejidad por la gran cantidad de datos asociados al fenómeno. No obstante, consideramos que las alternativas reduccionistas que solamente consideran las condiciones de uno u otro ámbito disciplinar. Más allá de una explicación integral, lo que buscamos con esta propuesta es enfatizar la necesidad de estudiar las vías de retroalimentación del ambiente sobre nuestra propia biología y constitución genética, puesto que la materialización de los efectos medio ambientales en el cuerpo humano van más allá de la incidencia de condiciones médicas, sino alteraciones en el genotipo que pueden darse por presiones selectivas construidas por el medio ambiente que nosotros mismos hemos edificado.

Referencias

Ayala, F. J. (2006). La naturaleza humana. La biología precede, la cultura trasciende: la naturaleza humana vista por un evolucionista. En *La evolución de un evolucionista.* Universidad de Valencia.

Beaumont, M. *et al.*, (2016). Heritable components of the human fecal microbiome are associated with visceral fat. *Genome Biology, 17*(189).

Bigham, A. W., Wilson, M. J., Colleen, J. G. *et al.* (2013). Andean and Tibetan Patterns of Adaptation to High Altitude. *American Journal of Human Biology, 25*, 190-197.

Brooks, A. S., Couvering, J. V., Delson, E., y Tattersall, I. (2000). *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory* (1 ed.). New York: Routledge.

Byars, S. G., Ewbank, D., Govindaraju, D. R., y Stearns, S. C. (26 de enero de 2010). Natural selection in a contemporary human population. *Procedings of the National Academy of Sciences, 107*, 1787-1792.

Christakis, N. A., y Fowler, J. H. (2007). The Spread of Obesity in a Large Social Network over 32 Years. *New England Journal of Medicine, 357*, 370-379.

Claussnitzer, M., Dankel, S. N., Kim, K.-H., y Quon, G. (2015). FTO Obesity Variant Circuitry and Adipocyte Browning in Humans. *New England Journal of Medicine*(373), 895-907.





CONTRERAS, J. (2005). Epilogo: Una Antropología de la Alimentación es Necesaria. En J. Contreras, J. Contreras Hernández, y M. Gracia Arnaiz, *Alimentación y cultura: perspectivas antropológicas.* Grupo Planeta.

CUMMINS, S., y Macintyre, S. (2006). Food environments and obesity–neighbourhood or nation? *International Journal of Epidemiology, 35*, 100-104.

DE CASTRO, J. M. (1997). Socio-cultural determinants of meal size and frequency. *British Journal of Nutrition, 77*(S1), S39-S55.

DI RIENZO, A., y Hudson, R. R. (2005). An evolutionary framework for common diseases: the ancestral-susceptibility model. *Trends in Genetics, 21*(11), 596-601.

DIAMOND, J. (2003). The double puzzle of diabetes. *Nature, 423*, 599-602.

DINA, C., Meyre, D., Gallina, S., Durand, E., y Körner, A. (2007). Variation in FTO contributes to childhood obesity and severe adult obesity. *Nature Genetics, 39*(6), 724-726.

DREWNOWSKI, A., y Specter, S. E. (2004). Poverty and obesity: the role of energy density and energy costs. *The American Journal of Clinical Nutrition, 79*, 6-16.

EGGER, G., y Swinburn, B. (1997). An "ecological" approach to the obesity pandemic. *BMJ: British Medical Journal, 315*(7106), 477-480.

FERZACCA, S. (2012). Diabetes and Culture. *Annual Review of Anthropology, 41*, 411-426.

FRAYLING, T. M., Timpson, N. J., Weedon, M. N., y Zeggini, E. (2007). A Common Variant in the FTO Gene is Associated with Body Mass Index and Predisposes to Childhood and Adult Obesity. *Science, 316*, 889-894.

GARNER, D. M., y Wooley, S. C. (1991). Confronting the failure of behavioral and dietary treatments for obesity. *Clinical Psychology Review, 11*, 729-780.

GIBBONS, A. (13 de Agosto de 2010). Tracing Evolution's Recent Fingerprints. *Science, 329*, 740-742.

GIBSON, G. (2007). Human Evolution: Thrifty Genes and the Dairy Queen. *Current Biology Vol 17 No 8, 17*(8), R295-R296.

GOODRICH, J. K. *et al.* (2014). Human genetics shape the gut microbiome. *Cell, 159*(4), 789-799.

HALES, C. N., y Barker, D. J. (Julio de 1992). Type 2 (non-insulin-dependent) diabetes mellitus: the thrifty phenotype hypothesis. *Diabetologia, 35*(7), 595-601.



HALES, C. N., y Barker, D. J. (2001). The thrifty phenotype hypothesis. *British Medical Bulletin, 60*, 5-20.

JABLONKA, E., y Lamb, M. J. (2008). *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life.* MIT Press.

JABLONKA, E., y Szathmáry, E. (1995). The evolution of information storage and heredity. *TREE, 10*(5), 206-211.

JÉQUIER, E. (2002). Leptin Signaling, Adiposity, and Energy Balance. *Annals of the New York Academy of Sciences, 967*, 79-388.

KADOOKA, Y. *et al.* (2010). Regulation of abdominal adiposity by probiotics (Lactobacillus gasseri SBT2055) in adults with obese tendencies in a randomized controlled trial. *European Journal of Clinical Nutrition, 64*, 636-643.

KARRA, E., O'Daly, O. G., Choudhury, A. I., y Yousseif, A. (2013). A link between FTO, ghrelin, and impaired brain food-cue responsivity. *The Journal of Clinical Investigation, 123*(8), 3539-3551.

KYLE, U. G., y Claude, P. (Julio de 2006). The Dutch Famine of 1944–1945: a pathophysiological model of long-term consequences of wasting disease. *Current Opinion in Clinical Nutrition & Metabolic Care, 9*(4), 388-394.

LALAND, K. N., y O'Brien, M. J. (2012). Cultural Niche Construction: An Introduction. *Biological Theory, 6*(3), 191-202.

LALAND, K. N., Odling-Smee, J., y Myles, S. (Febrero de 2010). How culture shaped the human genome: bringing genetics and the human sciences together. *Nature Review Genetics, 11*, 137-147.

LEWONTIN, R. (1991). Science as Social Action. En *Biology as Ideology.* Concord, Ontario: Anansi Press Limited.

LEWONTIN, R. C. (1974). *The Genetic Basis of evolutionary change.* Nueva York: Columbia University Press.

LÓPEZ, S. *et al.* (2014). The Interplay between Natural Selection and Susceptibility to Melanoma on Allele 374F of SLC45A2 Gene in a South European Population. *PLoS ONE, 9*(8).

MACINTYRE, S. (2007). Deprivation amplification revisited; or, is it always true that poorer places have poorer access to resources for healthy diets and physical activity? *International Journal of Behavioral Nutrition and Physical Activity 2007, 4:32, 4*(32).

MACINTYRE, S., Maciver, S., y Sooman, A. (1993). Area, Class and Health: Should we be Focusing on Places or People? *Journal of Social Policy, 22*(02), 213-234.
MOLERES, A. *et al.* (2013). Differential DNA methylation patterns between high and low responders to a weight loss intervention in overweight or obese adolescents: the EVASYON study. *The FASEB Journal, 27*(6), 2504-2512.
MUSICK, K., y Mare, R. D. (2006). Recent trends in the inheritance of poverty and family structure. *Social Science Research, 35*, 471-499.
MUSSO, G., Gambino, R., y Cassader, M. (2010). Obesity, Diabetes, and Gut Microbiota. *Diabetes Care, 33*(10), 2277-2284.
National Heart, Lung and Blood Institute, NIH. (2006, June 22). *What Is Metabolic Syndrome?* Retrieved March 15, 2017, from https://www.nhlbi.nih.gov/health/health-topics/topics/ms
NEEL, J. V. (1962). Diabetes Mellitus: A "Thrifty" Genotype Rendered Detrimental by "Progress"? *American Journal of Human Genetics, 14*(4), 353-362.
O'BRIEN, M. J., y Laland, K. N. (Agosto de 2012). Genes, Culture, and Agriculture: An Example of Human Niche Construction. *Current Anthropology, 53*(4), 434-470.
OZANNE, S. E., y Hales, C. N. (2002). Early programming of glucose–insulin metabolism. *Trends in Endocrinology & Metabolism, 13*(9), 368-373.
PAMPEL, F. C., Krueger, P. M., y Denney, J. T. (2010). Socioeconomic Disparities in Health Behaviors. *Annual Review of Sociology, 36*, 349-370.
PARIKH, R. M., y Mohan, V. (2012). Changing definitions of metabolic syndrome. *Indian Journal of Endocrinology and Metabolism, 16*(1), 7-12.
PEÑA, M., y Bacallao, J. (2000). La Obesidad en la pobreza: Un problema emergente en las Américas. En M. Peña, y J. Bacallao, *La Obesidad en la pobreza: Un problema emergente en las Américas.* Washington, DC: Organización Panamericana de la Salud.
RANKINEN, T. *et al.* (2006). The Human Obesity Gene Map: The 2005 Update. *Obesity, 14*(4), 529-644.
REIDPATH, D. D., Burns, C., Garrand, J., Mahoney, M., y Towsend, M. (2002). An ecological study of the relationship between social and environmental determinants of obesity. *Health and Place, 8*(2), 141-145.
SIMONSON, T. S. *et al.* (2010). Genetic Evidence for High-Altitude Adaptation in Tibet. *Science, 329*(5987), 72-75.



SOTHERN, M. S. (2010). Tobacco, Formula, and Frequent Pregnancies: The Obesity Trinity. *Childhood Obesity, 6*(4), 166.
SPEAKMAN, J. R. (2006). Thrifty genes for obesity and the metabolic syndrome – time to call off the search? *Diabetes and Vascular Disease Research, 3*(1), 7-11.
STRINGER, C. (2003). Human evolution: Out of Ethiopia. *Nature, 423*, 692-695.
SWALLOW, D. M. (2003). Genetics of lactase persistence and lactose intolerance. *Annual Review of Genetics, 37*, 197-219.
TURNBAUGH, P. J., Ley, R. E., Mahowald, M. A., Magrini, V., Mardis, E. R., y Gordon, J. I. (2006). An obesity-associated gut microbiome with increased capacity for energy harvest. *Nature, 444*, 1027-1031.
ULIJASZEK, S. J., y Lofink, H. (2006). Obesity in Biocultural Perspective. *Annual Review of Anthropology, 35*, 337-360.
WHITE, M. (2007). Food access and obesity. *Obesity Reviews, 8*(s1), 99-107.
World Health Organization. (1999). *Definition, diagnosis and classification of diabetes mellitus and its complications: Report of a WHO Consultation. Part 1: diagnosis and classification of diabetes mellitus.* Geneva: World Health Organization. Department of Noncommunicable Disease Surveillance. Retrieved March 16, 2017, from http://apps.who.int/iris/bitstream/10665/66040/1/WHO_NCD_NCS_99.2.pdf
World Health Organization. (2016, June). *Obesity and Overweight Factsheet*. Retrieved March 16, 2017, from http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs311/en/
World Health Organization. (N/A). *Global Strategy on Diet, Physical Activity and Health. Childhood overweight and obesity.* Retrieved October 1st, 2016, from http://www.who.int/dietphysicalactivity/childhood/en/
YANG, W., Kelly, T., y He, J. (2007). Genetic Epidemiology of Obesity. *Epidemiologic Reviews, 29*(1), 49-61.
ZIMMET, P. Z. (1987). Diabetes and other non-communicable diseases in Paradise–the evolutionary and genetic connectiom. *The Medical Journal of Australia, 146*(9), 457-458.

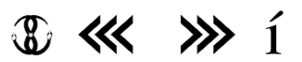
Prácticas musicales y conexión social: la co-evolución de la musicalidad

Ximena A. González Grandón*

Resumen: La música es un fenómeno conectivo que promueve la interacción y comunicación social (*social bonding*). Esto se ha explicado como producto de la musicalidad, es decir, la capacidad humana desde la cual se experimenta la música que está presente desde el nacimiento (Trehub, 2003: Trevarthen, 2001). Por un lado, la musicalidad se considera un producto de la selección natural, una adaptación cognitiva universal de competencia innata y de dominio específico (Miller, 2000; Brown, 2001). Por otro lado, desde la perspectiva de los no adaptacionistas una irrelevancia evolutiva al ser una capacidad parasística de otras funciones cerebrales utilizadas para mecanismos lingüísticos (Pinker, 1997). Sin embargo, si en la explicación se toman en cuenta a los agentes humanos, no como entes individuales sino como colectividades que realizan prácticas, se da el sustento para pensar en la evolución de una musicalidad social compleja desde la interacción. De este modo, la musicalidad —como una habilidad audio-motora y colectiva— puede explicarse como el resultado de la co-evolución (biológica-cultural) de habilidades cognitivas corporeizadas y patrones de actividades estructurados en nichos que forman parte de la cultura que se hereda a través de generaciones (Sterenly, 2013; Laland *et al.*, 2011). Esta estructuración social de la cognición distintivamente humana, involucra el papel causal-evolutivo de la construcción de nichos, así como la cultura material que en particular incluyen procesos de uso y construcción de herramientas, en este caso instrumentos musicales. Así, el objetivo de este artículo, es explicar desde el marco teórico de la teoría de construcción de nicho el origen y desarrollo del fenómeno de la musicalidad en la generación de comunicación social, a partir de algunos de los procesos cognitivos audio-motores subyacentes desde las primeras etapas ontogenéticas y probablemente, en la filogenia humana.

Palabras clave: musicalidad, teoría de construcción de nicho, interacción social, cognición corporeizada, cognición *off-line*, prácticas musicales.

* Universidad Iberoamericana Ciudad de México/ Instituto de Filosofía y Ciencias de la Complejidad (IFICC-Chile) /Facultad de Medicina-UNAM.



1. Introducción

Si partimos cuestionando la viabilidad de pensar en capacidades o habilidades cognitivas que se originan desde una mente individual, se da lugar a teorías evolutivas con un énfasis en las prácticas sociales. Esto cobra importancia porque la musicalidad es un proceso cognitivo que se articuló socialmente desde un nivel muy básico. Dicho de otra manera, su origen parece deberse a una colectividad que interactúa con el ecosistema y con la cultura material que tiene a su alcance. Lo que nos lleva al problema de que su estudio no puede reducirse a interacciones entre mentes individuales. Más bien, se tiene que proponer cuál es la dinámica que estructura la musicalidad, como una habilidad cognitiva corporeizada y colectiva, que tiene diferentes patrones de actividad mental y motora.

Una posible respuesta, es que el andamiaje de prácticas sociales entre colectividades de homínidos podría sustentar la evolución de una cognición social compleja que da lugar a la musicalidad. Lo que puede explicarse como el resultado de la co-evolución —biológica-cultural— de habilidades cognitivas y comunicativas, patrones de actividades que están estructurados en nichos que forman parte de la cultura que se hereda a través de generaciones (Martínez, 2013). Más concretamente, se propone que esta dinámica social de la cognición distintivamente humana, tiene lugar a través de procesos evolutivos (biológico-culturales) que involucran el papel causal-evolutivo de la construcción de nichos. Así, el sentido en el que podemos decir que la musicalidad emerge de colectividades que interactúan con un medio físico y material no puede formularse con independencia de la manera como entendemos la cognición y los procesos *off-line* (abstracción, imaginación) como corporeizados para la comunicación.

De esta manera, la musicalidad no es producto de una mente individual, sino de una mente corporeizada y situada en contextos ambientales específicos. Por ello, además de sostener nuestra propuesta en la teoría de construcción del nicho, también se toma en cuenta la teoría de la cognición corporeizada. Como lo proponen Hutto y Myin, esta tesis sostiene que "la cognición básica está literalmente constituida por, y debe de ser entendida en términos de, patrones concretos de las actividades de organismos (Hutto y Myin 2013: 11).[1]

[1] Una cognición corporizada sostiene que hay procesos cognitivos que se extienden más allá de la mente, incluyendo el cuerpo y el entorno.

Los procesos cognitivos corporizado y socialmente estructurados, son determinantes en la construcción de la musicalidad y de las prácticas de comunicación musical para la interacción corporal con los otros. Lo que lleva a su importancia en la evolución de la comunicación gestual y simbólica, así como de cultura humana.

En la primera parte se describe a rasgos generales la teoría de construcción del nicho (TCN) y su relación con las habilidades cognitivas como la musicalidad. En la segunda parte, se da cuenta de las teorías cognitivas de la corporeización en la musicalidad y su relación con la TCN. Asimismo se plantea la hipótesis evolutiva de habilidades cognitivas *off-line* y su relación con la comunicación gestual y simbólica. En la tercera y última parte, se subrayan los elementos ontogenéticos en las prácticas musicales sociales que pueden promover modificaciones en la construcción del nicho humano.

2. TCN Y MUSICALIDAD

En esta primera parte quiero llamar la atención en lo que podemos llamar el problema del origen de la musicalidad, tanto como habilidad comunicativa y corporeizada, como social y material. Este es el problema de cómo se construyen los entramados que permitieron que la habilidad cognitiva como la musicalidad, interactuara para construir los nichos que dieron lugar a una complejidad de prácticas y normativas. En otras palabras, la primera sugerencia es que el problema del origen de la musicalidad, filogenética y ontogenéticamente, puede explicarse apelando a la teoría de construcción del nicho (TCN) como un marco explicativo que deja atrás al adaptacionismo.

En específico, la teoría de construcción de nicho sostiene que los organismos no evolucionan para ajustarse a ambientes pre-existentes, sino que son ellos mismos quienes se encargan de co-construir sus ambientes y co-evolucionar con ellos, cambiando la estructura de los ecosistemas en el proceso (Odling-Smee *et al.*, 2003; Laland *et al.*, 2011). Difiere de la perspectiva tradicional adaptacionista al reconocer que la selección natural y la construcción del nicho son dos de los principales procesos adaptativos que co-evolucionan, y dos de las formas generales de herencia —genética y ecológica— (Odling-Smee *et al.*, 2003). Estas herencias se refieren a la incorporación de modificaciones en las presiones de

selección a los ambientes modificados, las cuales son heredadas por los descendientes desde sus ancestros. Dicho de otra manera, los organismos transmiten a sus descendientes los ambientes seleccionados físicamente alterados, tanto a través de sus acciones sobre sus ambientes biológicos y no-biológicos (cultura material) y a través de sus selecciones de hábitat (Laland *et al.*, 2011).

En cuanto al tema que nos interesa, el origen de la musicalidad, que siguiendo a Trevarthen (1999) y a Morley (2009) se considera una capacidad humana que conjunta los aspectos biológicos que permiten que el fenómeno cultural de las prácticas musicales sea producido, apreciado y comunicado (Morley, 2009: 5), puede explicarse dentro de esta forma de herencia genética y ecológica. Para lograr este objetivo vamos a comenzar mostrando las ideas de algunos investigadores, algunos que no trabajan directamente a partir de la TCN y otros que sí, pero cualquiera sea el caso sus conceptualizaciones pueden ser útiles en la empresa que nos hemos propuesto.

En esta tesitura, autores como Mithen (2005) argumentan que la musicalidad como una forma de comunicación que utiliza variaciones en tonos, ritmos y timbres, así como combinaciones de voces, motricidad y cultura material, fue una práctica esencial en la vida de los ancestros homínidos pre-lingüísticos.[2] Para él, la interacción con la música parece ser un universal humano, dado que no se conocen sociedades que no tengan prácticas culturales musicales. Sin embargo, Morley (2009) va tan lejos como para afirmar lo siguiente: “I mean that the capacity for music is deeply embedded in the human genome: it is part of our biology rather than merely our culture and could only have gotten there via an evolutionary process”.

Para él, el grado de musicalidad que heredaron los homínidos proviene de la historia evolutiva que se comparte con otros primates, a partir de las vocalizaciones que exhiben altos grados de musicalidad. Pensando que existieron presiones selectivas para la comunicación vocal, dado que las variaciones en tonos y ritmos, la utilización de armonía y el canto y baile grupal como esenciales para la reproducción y la supervivencia (Mithen, 2005: 11). Da como ejemplo los duetos de las parejas de gibones de los bosques del sur de Asia, la vocalización de emoción

[2] Donald (1991) desde la arqueología cognitiva considera que la música puede estar acompañando a la especie homo, desde la evolución *Homo erectus*, cerca de 1.8 millones de años atrás.

y excitación de los chimpancés (*pant-hoot*), o los parloteos de los babuinos. Aunque estoy de acuerdo en la importancia de las prácticas musicales entre los homínidos como una plataforma que pudo dar lugar al surgimiento de prácticas comunicativas, no creo que desde una perspectiva de la TCN se pueda ser tan reduccionista como para afirmar que sea una capacidad embebida en el genoma, ni tampoco que únicamente provenga de las vocalizaciones del ancestro común.

Regresando a la línea que propone la TCN, al sostener que los ambientes seleccionados físicamente pueden ser alterados a través de las acciones sobre sus ambientes, algunos autores (Thaut *et al.*, 1993, 2003; Bramble y Lieberman, 2004; Mithen, 2005), toman en cuenta que el bipedalismo y la capacidad para caminar y para correr presente entre los homínidos (*Homo heidelbergensis* y *Homo ergaster*), pudo traer una nueva capacidad anatómica para mantener la respiración y para cambiar ritmos de manera corporal: golpetear con los pies o los dedos acompañando un pulso o un ritmo particular. Dicho de otro modo, la habilidad que se fue adquiriendo a raíz de las necesidades del entorno biológico y no-biológico y de la interacción para mantener formas de locomoción en ritmos precisos, con un tono muscular aumentado, movilidad de brazos y piernas y una postura recta —como al correr para cazar una presa o caminar lentamente para ir recogiendo frutos— pudo dar lugar para mantener ritmos corporales o seguir el compás de armonías particulares de manera individual o grupal. Por ello se considera que a partir de *Homo ergaster* una nueva habilidad para la musicalidad pudo haber surgido (Thaut *et al.*, 1993; Bramble y Lieberman, 2004; Mithen, 2005).

En otro ámbito, una consecuencia importante de aceptar la TCN como fuerza evolutiva es que la evolución de una especie como la humana, que tiene cultura, va a ser una evolución no únicamente biológica, sino cultural. Esta manera de entender un proceso evolutivo permite generalizar el concepto de musicalidad en la evolución de cultura material que se estructura en prácticas. En este aspecto, el trabajo de Morley (2009) en cuanto a la emergencia de los instrumentos musicales del Paleolítico Alto, tiene relevancia. Desde una perspectiva muy vinculada a la TCN, este autor propone que los músicos presentes en las sociedades de cazadores-recolectores, tenían una variedad de comportamientos musicales que cumplían funciones específicas, como la voz como instrumento musical y las percusiones. Él ofrece todo un catálogo de instrumentos musicales e instrumentos productores de sonido prehistóricos que incluyen flautas de hueso de pájaro



y de marfil, silbatos (con orificios para las falanges), churingas y raspadores, así como varias formas de percusiones con piedras y huesos. Él cuestiona que los instrumentos musicales que se han planteado como los primeros (40 kya),[3] realmente representen las primeras tradiciones musicales.

Dado que hemos enfatizado que la musicalidad no se trata de una capacidad individual, en alusión a la cuestión social es importante subrayar el componente interactivo que promueve su desarrollo. Así, la musicalidad se describe como un motor para el cambio cultural. Algunos autores, partiendo del debate logocentrista de la música y deslindándose un poco de él, han llegado a proponer que los ancestros humanos se comunicaban a través de un lenguaje proto-musical o "musicolanguage" (Brown, 2001) en el pasado de la Edad de Piedra Musical (Mithen, 2005). Mithen (2005) afirma que el lenguaje verbal evolucionó a partir de una forma avanzada del lenguaje proto-musical a raíz de ciertas mutaciones genéticas, cuestión que puede tener base en el registro arqueológico (como la flauta encontrada en la cueva Geissenklöstrel hace 40 mil años). Él lo denomina "Hmmmmm" y considera que divergió hacia el lenguaje verbal en África entre 200,000 y 70,000 años. En una línea similar, John Blacking (1992), desde la etnomusicología, ha planteado un modo musical de pensamiento y acción prelingüístico, que se acerca mucho más a lo que estamos defendiendo, dado que no es únicamente genético sino en la interacción genético-cultural.

Más específicamente, investigaciones hechas desde la TCN plantean que las prácticas musicales que dieron origen a la musicalidad, necesitaban ser prácticas cooperativas que planteaban confianza en el otro, como la caza, la recolección de alimentos o el compartir consensos simbólicos y rituales tocando instrumentos (McCormack y Bown, 2009). Kim Sterelny (2011, 2012), se refiere a la facultad comunicativa y plantea que los homínidos fueron el único linaje de grandes primates que evolucionó a esta facultad, sobre todo a partir de la búsqueda cooperativa de comida. Este autor considera que este hecho combinó la capacidad de clasificar los mejores alimentos, con la facultad de coordinar, consensar y planear dentro de un grupo de otros (Sterelny, 2012). Lo cual enfatiza la importancia

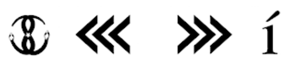
[3] Conard y su grupo de arqueólogos (2009) encontraron una flauta completa y pedazos de una más pequeña que basado en el análisis de radiocarburos que data de hace más de 40,000 años, lo que hace repensar la temporalidad en la que emergió una tradición musical madura en la historia evolutiva de los seres humanos.

explicativa de una co-evolución entre las capacidades para colaborar y para manipular el ambiente físico, con los cambios biológicos o fisiológicos del cuerpo en movimiento, o entre la forma de comunicación y las habilidades prácticas (González-Grandón, 2016).

Para finalizar este apartado, solo resta mencionar que la TCN, resulta en una mejor explicación que otras teorías. Para empezar, porque no subyuga a la práctica musical desde el lenguaje verbal como hacen los no adaptacionistas. Muchos de los autores no adaptacionistas, dentro de un contexto en el que suele adoptarse un logocentrismo en términos epistémicos, consideran que la capacidad para la música es una forma lingüística con poca utilidad, irrelevante evolutivamente hablando. Se estima como un simple artefacto curioso con valor hedónico y estético, pero sin ninguna función adaptativa clara. Sperber (1996), por ejemplo, propone que "la música es información parasística del módulo cognitivo que se especializa en el procesamiento de patrones de sonido complejo" (1996: 141). Y considera que el placer que ofrece al oyente es lo que causa su transmisión cultural. Pinker (1997), el más idiosincrásico de esta posición, afirma que la música es biológicamente inútil: "cómo un *chessecake* auditivo" que está construido sobre funciones cerebrales pre-existentes, como las que son utilizadas para mecanismos lingüísticos.

> Comparado con el lenguaje, la visión, el razonamiento social y el saber cómo físico, la música podría desvanecerse de nuestra especie y el resto de nuestro estilo de vida estaría virtualmente sin cambios. La música parece ser pura tecnología placentera, un *cocktail* de drogas recreacionales que ingerimos a través del oído para simular un conjunto de circuitos de placer en una misma ocasión (Pinker, 1997: 528).

En cuanto a teorías adaptacionistas, la TCN también parece tener ventajas explicativas. Desde este ámbito se propone que la musicalidad es una capacidad universal, cognitiva e innata que subyace al comportamiento musical. Un objetivo manifiesto de estas explicaciones, es la ubicación de las características particulares que la hacen un producto de la selección natural, con su respectivo valor adaptativo para la especie humana. Son varias las teorías que enfatizan su funcionalidad a nivel del grupo, como Brown (2001) que plantea la ventaja adaptativa de la capacidad musical como un mecanismo para favorecer la cohesión social.



Miller (2000), quien retoma la hipótesis de la selección sexual de Darwin, y plantea su ventaja en la competencia sexual a raíz de una analogía funcional entre las canciones de los pájaros y la música. Él sugiere que la musicalidad constituye un marcador de la inteligencia maquiavélica, es decir, que ayuda al rol del agente en la selección sexual porque puede constituir una exhibición de comportamientos que advierten al compañero o compañera una capacidad para la interacción social.

Podemos decir que como regla general tanto los adaptacionistas como los no-adaptacionistas, solamente se enfocan en unas dimensiones de la cognición musical: su experiencia al escucharla, su ineficacia o eficacia, sus efectos a nivel individual o su importancia recreativa. Resulta evidente que su visión se reduce a la música occidental, mostrando una etnocentricidad que los lleva a definir a la musicalidad desde un sonido desencarnado orientado al hedonismo individual. A diferencia de la TCN, no se considera la evolución de una cultura material musical que se estructura en prácticas sociales entre colectividades de homínidos.

3. Construir nichos cognitivos corporeizados

Creemos que la TCN puede servir de andamiaje para articular socialmente la musicalidad como un proceso cognitivo corporeizado. Las teorías corporizadas de la cognición sostienen que no existe una separación real entre los procesos mentales y el cuerpo. Esto implica que las categorías como percepción, imaginación (y otras formas de la cognición fuera de línea) o acción son mutuamente dependientes y constantemente implementadas por la actividad sensoriomotora del organismo dentro del ambiente en el cuál se encuentra situado (Varela *et al.*, 2001, Hutto y Myin, 2013; González-Grandón, 2016). La perspectiva de la cognición musical corporeizada se sigue del recién mencionado marco teórico en relación con la música, o más precisamente, de cómo un agente —considerado como un organismo corporeizado— experimenta la música (Schiavio, 2012: Leman y Naveda, 2010; Reybrouck, 2012, González-Grandón, 2017).

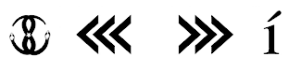
Así, la cognición musical corporeizada resulta en un marco explicativo que fundamenta la importancia del acoplamiento entre la cognición y la motricidad en la interacción entre comunidades homínidas para la generación de la musicalidad. Desarrollos como la hipótesis de la "mente andamiaje" (*scaffolded mind*) de Sterenly (2010), ilustran las muchas maneras en las cuales los procesos cogni-

tivos tienen una base ambiental a través de los artefactos de la cultura material y por la interacción con los otros. Dicho de otra manera, los agentes cognitivos construyen su ambiente para dar soporte y para amplificar sus habilidades cognitivas. En este sentido, esta hipótesis se sostiene del elemento de la TCN de acuerdo con el cual los organismos son ingenieros de sus nichos ambientales a los cuales se adaptan. Los procesos de manipulación del ambiente retroalimentan al organismo manipulador y lo transforman, lo que puede aumentar las oportunidades de supervivencia del organismo humano en comunidad. En particular, las comunidades humanas a través de sus prácticas modifican su hábitat físicamente, como al construir herramientas o instrumentos musicales y ambientes musicalizados con tonos, tiempos o ritmos característicos que modifican como el ambiente impacta sobre ellos.

La organización social que resulta de las prácticas musicales también puede considerarse una forma de construcción de nicho, dado que crea ciertas condiciones que transforman el paisaje de selección (Odling-Smee, 2003; Laland *et al.*, 2011). Desde esta línea, la mente andamiaje se refiere a los procesos epistémicos de construcción de nicho que caracterizan a la agencia humana con un cuerpo que ejecuta acciones útiles. Algunas de ellas consisten en hacer herramientas cognitivas y conjuntar recursos informacionales, es así cómo se crean andamios de acciones inteligentes en su entorno: practicar música, hacer instrumentos y herramientas, hacer coreografías ritualísticas, comunicarse a través de la música, hacer notaciones o calendarios, etc. Además, este tipo de actividades pasa a través de generaciones de maestros y aprendices lo que provoca la transmisión de la experticia corporeizada, ecológica y técnica, así como la posibilidad de innovación a través del aprendizaje social intergeneracional (Sterenly, 2010, 2012), como veremos más adelante.

Así, los comportamientos cognitivos asociados con la interacción con las prácticas musicales y el uso de herramientas, en este caso con instrumentos musicales, deben observarse como comportamientos que participan de un proceso de aprendizaje y generación de experticia en cuanto a las posibilidades de acción explotables que tienen los cuerpos humanos, y en cuanto a las normatividades sociales a las cuales se enfrenta cada comportamiento motor de un nicho en particular.

De hecho, la musicalidad puede funcionar como una forma de comunicación a través de la gestualidad y la habilidad motora que dependen de la superposi-



ción de recursos cognitivos corporizados: aquellos involucrados en la memorización de acciones motoras o en la secuencia de acciones complejas. Las prácticas musicales de nuestros antepasados se valían de procesos complejos, precisos y consistentes en varias etapas, algunas veces dependientes del uso de las vocalizaciones en diversas tonalidades; otras veces del uso simultáneo y complementario de cada mano; también por la utilización de un instrumento musical simple o de un complejo, o solamente por el movimiento corporal con una particular cadencia (Byrne, 2003). Todo lo anterior, pudo propiciar un aumento masivo de las capacidades motoras y materiales, donde la organización motora de múltiples operaciones conjuntas en interacción social genera un significado intersubjetivamente compartido.

La musicalidad se va aprendiendo, y en su desarrollo se tienen que tomar ciertos elementos *off-line* ("fuera de línea"). Si la musicalidad evolucionó desde un sistema de gestos, la evolución de un elaborado manual de habilidades y la evolución de la comunicación gestual se sostendrían la una a la otra. Ambas dependerían de las mismas capacidades fundamentales: cognición corporizada (*off-line*), perceptual y motora. Todo el conjunto seleccionado por la capacidad de aprender, memorizar secuencias motoras y ejecutar de manera fluida secuencias que pudieron ir aumentando en complejidad, y que dan la posibilidad de innovar y no solo repetir.

Estos comportamientos contribuyen a la construcción de nichos en el contexto de las diferentes capacidades cognitivas corporeizadas que se integran y que pueden diversificarse. Entonces, la respuesta a la pregunta sobre el origen de la musicalidad, como una habilidad sensorio-motora en las que se corporiza la interacción social, es que el andamiaje biológico-social-material de los procesos cognitivos humanos tiene lugar a través de procesos evolutivos (biológico-culturales) que involucran de manera crucial el papel causal-evolutivo de la construcción de nichos.

4. Del gesto musical a la cognición corporeizada *off-line*

El aprendizaje de prácticas musicales que comunican, implica consistencia intersubjetiva, por ejemplo, en la rutinaria utilización de un cierto ritmo para determinados momentos, comportamientos o rituales. Y en la misma tesitura, Donald (1991), plantea que la expansión de la comunicación homínida comienza con

algo análogo al mimo: gestos de cuerpo entero que podían implicar agradecimientos o felicitaciones. Los gestos musicales pueden ser parte de este tipo de gestualidades que fueron adquiriendo significados simbólicos dependiendo si acompañaban a un ritual de una temporada estacional particular, o momentos de interacción social con alguna función específica. Las prácticas musicales en las cuales se integraban onomatopeyas como la imitación vocal de algunos animales o de algunos ruidos particulares, podrían ser algunas de las fuerzas selectivas que guiaron la evolución del control *top-down* del aparato vocal. Hornbostel (1975) describe las melodías musicales como actos de movilidad, como "gestualidades sonoras". Una vez que el gesto musical se establece y se refuerza, puede esperarse la convencionalización con alguna iconicidad o símbolo. En este aspecto, la musicalidad puede verse como una forma de comunicación flexible construida alrededor de la gestualidad motora. Por lo que de haber selección, está se encontraría vinculada desde las habilidades motoras y artísticas hacia la gestualidad motora icónica y formas de comunicación corporal entre comunidades.

Entonces, la musicalidad en las prácticas musicales como producto de formas confiables de aprendizaje social, coordinación motora o planeación conjunta, pueden llevar a promover formas cooperativas de organización social para la unión o la división. Inicialmente, los programas comportamentales probablemente necesitaron estar guiados por un templete mental del producto final de la secuencia de una acción. Pero, poco a poco las secuencias de acción se fueron volviendo cada vez más largas y complejas, hasta que la secuencia de acción se vuelve independiente del estímulo, y es dirigida y controlada internamente por la cognición *off-line*.

No sabemos exactamente cuándo se adquirió esta capacidad de desacoplar la ejecución habilidosa de un programa motor desde su accionar actual para imaginarlo, pero se podría conjeturar que así como a los hábiles hacedores de herramientas del periodo tardío aqueliano (tecnología de 8 kya) se les atribuyen templetes mentales; en esta misma época se vuelve plausible atribuir la capacidad de llevar cabo acciones en la abstracción interna *off-line*. Sobre todo si se piensa que estas habilidades se enseñaban activamente de expertos a aprendices. Sterenly (2012) plantea que el proceso puede ser co-evolutivo: la gestualidad era elaborada y se volvía más independiente del estímulo en la cooperación social con la evolución de la capacidad de tomar la ejecución motora *off-line*. Si esta hipóte-

sis es acertada, la co-evolución del gesto con la acción habilidosa explica no solamente una expansión general de las opciones comunicativas, también explica porque estas opciones incluyen una característica central de la comunicación: la capacidad de comunicarse más allá del aquí y el ahora.

Además, la musicalidad en la práctica musical puede tener una productividad *open-ended*: se pueden inventar nuevas formas musicales. Las habilidades motoras están organizadas como programas comportamentales que se aprenden y que pueden tener variaciones. Boden (2006) propone un modelo donde las tecnologías transformativas, como los instrumentos musicales que requieren múltiples habilidades entre las etapas de búsqueda de materiales, fabricación y de diseño, son parte de una cultura material y probablemente involucran una entramado sensoriomotor y de abstracción motora *off-line*.

Así, la musicalidad dentro de prácticas musicales, se plantea como formas de comunicación que no evolucionaron directamente de las habilidades vocales de los grandes simios, o como un módulo parasístico de esa capacidad. Sino que evolucionó como resultado de la construcción de una plataforma adaptativa: mejoramiento en las capacidades comunicativas, en las habilidades cognitivas corporeizadas *off-line* (abstracción, imaginación, memoria) y en el establecimiento de la vida social cooperativa.

Estas conceptualizaciones también son compartidas por Sterelny (2011, 2012), quien como proponente de la TCN, subraya que las capacidades motoras, gestuales e imitativas de los grandes simios y de los ancestros australopitecus tenían un potencial para comunicarse de modo deliberado en contextos específicos a través de su cuerpo y de sus movimientos. Para él, estas capacidades —que fueron disparadas y mejoradas en la transformación cognitiva, ecológica y social— derivaron en un potencial evolutivo por las necesidades del entorno cambiante durante el linaje de los homínidos.

Existen algunos etnomusicólogos que también han enfatizado la importancia de las distintas formas de gestualidad y movimiento como parte de la musicalidad. Por ejemplo, McNeill (1995), quien afirma que la musicalidad provoca el surgimiento de un "vínculo muscular" cuando las comunidades se mueven juntas siguiendo el ritmo de la música y de la danza, y se emocionan con ella y liberan tensiones, lo que promueve la solidaridad y cooperación del grupo, así como la experiencia comunitaria del afecto. Con ello, se mejoran las estrategias coopera-

tivas de supervivencia, cómo al cazar, o en los conflictos dentro del grupo, o al promover la identidad grupal. Esta conceptualización conlleva una idea de sincronicidad rítmica que ha sido retomada cómo unidad explicativa de la experiencia musical desde teorías del desarrollo, que plantean la capacidad musical en la interacción de cuidadores e infantes, cómo veremos en el próximo apartado.

La definición de musicalidad y de cognición corporeizada sobre la que nos hemos sostenido resulta útil para los fines de este artículo, porque da lugar a pensar en la musicalidad no únicamente en su parte mental, como una capacidad innata, sino como una habilidad sensorio-motora que existe en interacción con prácticas socio-culturales. Por ello, la TCN se torna en un marco explicativo tan pertinente para entender su origen. De alguna manera, el origen de la musicalidad en la práctica musical corporizada es un proceso de comunicación que es parte del origen de la cultura simbólica que caracteriza a los humanos. Donde, el desarrollo de prácticas musicales sugiere un rol expansivo para la agencia humana consciente.

5. La ontogenia comunitaria de la musicalidad

Una aspecto de la TCN que ha sido explorado por investigadores del desarrollo, es la ruta no lamarckiana que provee esta perspectiva. La TCN no plantea como tal que las características adquiridas influyen en el ambiente seleccionado, dado que la información adquirida por los individuos a través de sus procesos ontogenéticos no puede ser heredada porque se pierde cuando éstos mueren. No obstante, los teóricos de la TCN estarían de acuerdo en plantear que los procesos cognitivos, como los que se encuentran relacionados con el aprendizaje, tienen considerable importancia para las generaciones subsecuentes porque el conocimiento aprendido puede guiar la construcción del nicho en formas que sí modifican a la selección natural. Esta ruta, de gran relevancia para esta parte final de este artículo, está considerablemente aumentada por las prácticas sociales de aprendizaje social intergeneracional, lo cual permite que los organismos puedan aprender los unos de los otros (Laland *et al.*, 2011), como ya se mencionó en la sección anterior.

De manera central, podemos decir que el biólogo del desarrollo Conrad Waddington (1975) anticipó varios aspectos de la TCN pues planteó que "the animal by its behavior contributes in a most important way to the nature and intensity of



the selective pressures which will be exerted on it". De hecho, entre los biólogos del desarrollo los organismos juegan un rol activo al dar forma a las condiciones de su propio desarrollo (Oyama *et al.*, 2001). En particular, desarrollos teóricos como la "Biología del desarrollo evolutivo moderno"[4] (Evo-Devo: Hall, 1994), que se enfoca en los mecanismos involucrados en los procesos de desarrollo —como los epigenéticos, las interacciones entre el organismo y el ambiente y en fuerzas evolutivas distintas a la selección natural—, defienden que los procesos cognitivos tan complejos, como la musicalidad, no pueden ser explicados en ausencia de una aproximación enraizada tanto en los procesos de desarrollo biológicos, como en las ciencias de la cultura (Flynn *et al.*, 2013; Balari y Lorenzo, 2009).

En el mismo tono, en la construcción del nicho los humanos modifican sus ambientes principalmente a través de los procesos ontogenéticos, culturales y materiales, que repercuten en las habilidades cognitivas corporeizadas, en el aprendizaje, la plasticidad y en la cultura. Empezaremos con la mención de estudios que hacen hincapié en el desarrollo ontogenético de la musicalidad en el humano. En éstos, se parte por considerar a la musicalidad una capacidad especial de la especie humana, por lo que se espera encontrar ciertas predisposiciones comunes para su adquisición y competencia de un modo pancultural.

Es mucha la investigación que ha arrojado evidencias que indican que éste es el caso para los infantes humanos de todo el mundo. Hanus Papousek (1996) afirma que existe una universalidad en la percepción de elementos musicales a muy temprana edad en lo que denominó "procesos de desarrollo comunicativo", cuyo uso precede a los elementos fonéticos lingüísticos y se hace evidente en el discurso rítmico pre-lingúístico del infante. En su análisis, él apunta que éstos elementos musicales facilitan el desarrollo de actos de crianza, como el caso de las "competencias exploratorias" del niño que se manifiestan en el juego infantil. Este autor, también ha analizado las interacciones entre el infante y sus cuidadores, enfatizando la indivisibilidad entre la música y el movimiento. Ella supone que los elementos musicales están incrustados en patrones multimodales de

[4] El marco conceptual de Evo-Devo plantea que la novedad genética opera dentro de los constreñimientos del desarrollo. Se sostiene de hallazgos experimentales al respecto, ya que ciertas vías moleculares y regulatorias actúan de una manera similar en el desarrollo de las adaptaciones morfológicas, las cuales no están directamente relacionadas al ancestro común, sino que evolucionaron de manera convergente.

comunicación preverbal, que incluyen formas táctiles, kinestésicas, vestibulares, motoras, visuales, lo que lleva a una sincronización regular de los patrones vocales y kinestésicos en las interacciones rítmicas. Además, ambos autores dan cuenta de que cada cultura tiene planes motores particulares, así como tonalidades o ritmos al comunicarse, que se van aprendiendo desde el nacimiento y van enculturando la experiencia.

Trevarthen (2001), desde una línea de investigación similar, ha trabajado con las interacciones tempranas entre los cuidadores y sus infantes. Ella subraya el modo intercultural en que se exhibe la capacidad para interactuar y experimentar la música y concluye que ésta subyace a la adquisición y el desarrollo de otras capacidades de comunicación. Su propuesta central es la "intersubjetividad primaria", para denominar la experiencia de interacción social primaria basada en las interacciones emocionales y motoras que suceden entre los cuidadores y sus infantes, al cantar o tararear canciones de cuna y al mover melódicamente al infante. Su explicación al respecto es que se activa un "sistema central de imagenería corporal" (*body-imaging core system*). Él cual funciona a través de la imaginación al integrar diferentes modalidades y generar una plantilla de los movimientos corporales de los cuales es capaz el cuerpo, como un esquema básico a partir del cual el sujeto expermenta el mundo (noción muy similar a la del esquema imaginario de Merleau-Ponty, 1975; o de imagen corporal de Gallagher, 2005). Trevarthen sugiere que cuando los sistemas implicados están en operación, a través de mecanismos intrínsecos de *timing* que son periódicos y que hacen surgir una jerarquía de ritmos motores, la musicalidad aparece cómo la capacidad para interactuar con la música y para comunicarse en la intersubjetividad corporal que emerge entre infante y cuidador. De este modo, para Trevarthen (1999, 2001), esta sincronicidad en interacción se manifiesta cómo una competencia musical fundamental, y la musicalidad cómo un instinto natural para el aprendizaje y la comunicación humana sociocultural que está presente desde la infancia temprana.

Este argumento se relaciona con la propuesta Dissanayake (2001), en la que hace hincapié en la musicalidad cómo una actividad multimodal a través de los patrones de movimientos temporales, que tiene la capacidad de coordinar las emociones de los participantes en sus primeras etapas ontogenéticas y promover la vinculación entre ellos. Por lo que ella estaría proponiendo que la interacción con la música promueve la gestación de la capacidad de la interacción social, al crear



entendimientos comunes basados en diversas formas de experiencia contextual y comunitaria. En su análisis se enfatiza la importancia de la comunidad contextual y musical en la que acontece la musicalidad.

El enfoque etnomusicólogo también pone énfasis en las características sociales de la musicalidad que se aprenden desde las primeras etapas ontogenéticas. Ya que la música no es propiamente una característica de individuos sino de comunidades, investigadores como Blacking (1992) o Merriam (1964) plantean que si se ha de pensar la musicalidad como universal, debe entenderse desde su naturaleza corporizada, la indivisibilidad del movimiento en contextos culturales particulares, del sonido y del afecto característico de toda la música a través de la historia de la humanidad. Con lo que se enfatiza que la musicalidad necesita de una inmersión previa en la cultura, para poder entender los acuerdos intersubjetivos en cuanto a valores musicales que cada comunidad consensa y que se aprenden generación tras generación. Gelman y Brenneman (1994) marcan la relación tan cercana entre la música y el movimiento al referirse a la expresión de la competencia musical innata presente en las actividades musicales de Nigeria (*Anang*) que desarrollan desde la primera infancia, escuchar, cantar, tocar instrumentos y bailar, como contribuciones positivas para el desarrollo de los individuos en sus comunidades. "Música" desde el idioma Igbo, se denomina *nkwa* y captura el vínculo interactivo de la acción y el sonido que caracteriza su particular forma de hacer e interactuar con la música (Cross y Morley, 2002).

Por tanto, la habilidad para experimentar la música tiene que ver con procesos que facilitan la adquisición y el mantenimiento de la habilidad de ser miembro de una cultura, es decir, para interactuar socialmente con otros desde las etapas más tempranas del desarrollo. En otras palabras, las posibilidades audio-motoras en la interacción intersubjetiva con los otros desde los primeros estadios del desarrollo ontogenético, construyen el nicho cognitivo y ecológicos desde el cual emergen habilidades cognitivas corporeizadas como la musicalidad.

Es así, como para los fines operacionales de este artículo, el origen y desarrollo de las habilidades de la musicalidad, proporcionan al agente humano oportunidades para llevar a cabo comportamientos exploratorios que involucran la planeación, anticipación y producción de patrones temporales, así como la coordinación en el tiempo de estructuras o patrones motores, kinestésicos, propioceptivos, auditivos, emocionales, imaginarios, del lado de la experiencia del sujeto. Cross (1999) deno-

mina a estos patrones somatosensoriales, "intencionalidades múltiples" e incluye explícitamente al campo de la interacción social, con los valores y consensos intersubjetivos de cada cultura musical, como la otra parte en esta interacción. Todos estos elementos, variables que deben de tomarse en cuenta cuando se pretenda proponer una teoría del origen y desarrollo de la experiencia musical humana.

6. Apuntes finales

En este artículo se intentó enfatizar las características del origen y desarrollo de la musicalidad, que van más allá de caracteres seleccionados por una única fuerza principal que dirige el proceso evolutivo en la particular selección de funciones de dominio específico o de componentes modulares particulares. Más bien, se considera que para resolver estos problemas se deben tomar en serio el contexto en el cual surgen prácticas motoras y corporizadas con significados y normativas distintas, dependiendo la comunidad y las prácticas que se legitiman intersubjetivamente. Tanto la TCN en su estudio de las consecuencias evolutivas de procesos en los que los organismos hacen cambios en el entorno que se heredan a futuras generaciones; como desde el marco explicativo de la cognición corporeizada, que promueve a los procesos sensoriomotores en contextos materiales de interacción situada, dan sostén para entender a la musicalidad desde otras dimensiones.

Se debe notar que un elemento crucial en los argumentos de este capítulo es que en la medida que la construcción de nichos se reconoce como una fuerza evolutiva en sí misma, entonces se posibilita hablar de una co-evolución biológico-cultural de una manera que no es posible en modelos adaptacionistas o no adaptacionistas. En específico, el reconocimiento de la importancia de la construcción de nichos ecológico-cognitivos va de la mano de la necesidad de reconocer que el tipo de causalidad que explica la relación entre la construcción de nichos que son heredables, genética y ecológicamente hablando, y la evolución de habilidades cognitivas corporeizadas, es un tipo de causalidad evolutiva que permite que tanto la selección natural como la TCN puedan ser considerados fuerzas evolutivas que se acompañan y se retroalimentan.

La musicalidad es una habilidad que supera una definición enclavada en una mente individual con un módulo únicamente auditivo, más bien se trata de ha-



bilidades que provienen de un origen social, corporeizado y que se puede rastrear en la filogenia homínida y desde las primeras etapas ontogenéticas.

Referencias

Balari, S.; Lorenzo, G. (2014). Ahistorical-Homology and Multiple Relizability. *Psychological Phylosophy*. <dx.doi.org/10.1080/09515089.2014.949004>

Blacking, J. (1992). The biology of music-making. In H. Myers (Ed.). *Ethnomusicology: An Introduction* (pp. 301-314). New York: Norton.

Boden, M. (2006). *Mind as Machine: a History of Cognitive Science*. Oxford: Oxford University Press.

Bramble, D.M., Lieberman, D.E. (2004). Endurance running and the evolution of Homo. *Nature* 432:345-352.

Brown, S. (2001). Are music and language homologues? *Annals of the New York Academy of Sciences* 930, 372-374.

Byrne, R. (2003). Imitation as behaviour parsing. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B 358, 529-536. DOI 10.1098/rstb.2002.1219

Conard, N. J., Malina, M., y Munzel, S. C. (2009). New flutes document the earliest musical tradition in southwestern Germany. *Nature* 460, 737-740. doi:10.1038/nature08169

Cross, I., y Morley, I. (2002). Music and evolution: the nature of the evidence. En *Proceedings of the 7th International Conference on Music Perception and Cognition*. pp. 416-419.

Donald, M. (1991). *Origins of the Modern Mind*. Cambridge: Harvard University Press.

Dissanayake, E. (2001). Aesthetic incunabula, *Philosophy and Literature,* 25, 335-346. MIT Press, pp. 33-87.

Flynn, E.; Laland, K.; Kendal, R. y Kendal, J. (2013). Developmental Niche Construction. *Developmental Science* 16 (2): 296-313.

Gallagher, S. (2005). Phenomenological contributions to a theory of social cognition. *Husserl Studies*, *21*(2), 95-110.

Gelman, R., y Brenneman, K. (1994). First principles can support both universal and culture-specific learning about number and music. En L. A. Hirschfeld



y S. A. Gelman (Eds.). *Mapping the mind: domain specificity in cognition and culture*. Cambridge, C.U.P.

GONZÁLEZ-GRANDÓN, X. A. (2017). Inviting embodied imagination to the semiotic eigenbehavior musical party. *Constructivist Foundations* 12 (3): 356-359.

GONZÁLEZ-GRANDÓN, X. A. (2016). El origen de una práctica motora: el lenguaje de los primates humanos. *Cuicuilco* 23 (55):191-226.

HALL, B.K. (1994). *Homology: the Hierarchichal Basis of Comparative Biology*. Academic Press. San Diego.

HORNBOSTEL, E.M. von (1975). The problems of comparative musicology. En K.P. Wachsmann, D. Christensen y H-P. Reinecke (eds.), *Hornbostel Opera Omnia I: 247-270*. Nijhoff, The Hague. Translated by R. Campbell (original publication 1905).

HUTTO, D.; Myin, E. (2013). *Radicalizing Enactivism. Basic Minds without Content,* Massachusetts: MIT Press.

JAKENDOFF, J. (2005). The capacity for music: What is, and what's special about it? *Cognition 100* (1):33-72.

LALAND, K. N., Sterelny, K., Odling-Smee, F. J., Hoppitt, W., y Uller, T. (2011). Cause and effect in biology revisited: is Mayr's proximate–ultimate dichotomy still useful? *Science, 334*, 1512–1516.

LEMAN, M.; Naveda, L. (2010). Basic gestures as spatiotemporal reference frames for repetitive dance/music patterns in samba and charleston. *Music Percept.* 28, 71-91.

MCCORMACK, J; Bown, O. (2009). Life's What You Make: Niche Construction and Evolutionary Art. *Applications of evolutionary computing*, 528-537.

MARTÍNEZ, S. (2013). La tesis de la mente extendida: nuevas orientaciones. *Ciencia Cognitiva* 7(2): 37-39.

MERLEAU-PONTY, M. (1975). *Fenomenología de la percepción*. Barcelona: Península.

MERRIAM, A. P. (1964). *The Anthropology of Music*. Evanston, IL: Northwestern University Press.

MILLER, G. F. (2000). Evolution of human music through sexual selection. En *The Origins of Music*, edited by N. L. Wallin, B. Merker, y S. Brown. Cambridge: MIT Press.



MITHEN, S. (2005). *The singing Neanderthals: the origins of music, language, mind and body*. London, UK: Weidenfeld & Nicholson.

MORLEY, I. (2009). Ritual and music: parallels and practice and the Paleolithic. En *Becoming human: innovation in prehistoric material and spiritual culture*. Colin Renfrew and Iain Morley, eds. pp. 159-175. Cambridge: Cambridge University Press.

ODLING-SMEE, J. F.; Laland, K. N. y Feldman, M. W. (2003). *Niche construction. The Neglected Process in Evolution*, New Jersey: Princeton University Press.

OYAMA, S.; Griffiths, P.: Gray, R. (2001). Introduction: what is Developmental Systems Theory, en *Cycles of Conti-gency: Developmental Systems and Evolution*, Oyama, Susan, Paul Griffiths y Rusell Gray (Eds.). Massachusetts: MIT Press.

PAPOUSEK, H. (1996). Musicality in infancy research: Biological and cultural origins of early musicality. En I. Deliège y J. Sloboda (Eds.), *Musical Beginnings: Origins and Development of Musical Competence* (pp. 37-55). New York: Oxford University Press.

PINKER, S. (1997). *How The Mind Works*. New York: W. W. Norton.

REYBROUCK, M. (2012). Musical sense-making and the concept of affordance: An ecosemiotic and experiential approach. En *Biosemiotics, 5*(3), 391-409.

SPERBER, D. (1996). *Explaining Culture*. Oxford, UK: Blackwell.

SCHIAVIO, A. (2012). Constituting the musical object. A neurophenomenological perspecåtive on musical research. *Teorema, 31*(3), 63-80.

STERELNY, K. (2010). Minds: extended or scaffolded?. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, *9*(4), 465-481.

STERELNY, K. (2012). Language, Gesture, Skill: the Co-Evolutionary Foundations of Language. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* (367): 2141-2151.

STERELNY, K. (2011). From Hominins to Humans: How Sapiens Became Behaviourally Modern. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* (366): 809-822.

TREHUB, S.E.; Trainor, L.J. *et al.*, (1993). Music and speech processing in the first year of life. *Advances In Child Development and Behaviour,* 24: 1-35.

TREHUB, S. E. (2003). The developmental origins of musicality. *Nature Neuroscience* 6 (7):669-673.

Trevarthen, C. (1999). Musicality and the Intrinsic Motive Pulse: Evidence from human psychobiology and infant communication. En *Rhythms, Musical Narrative, and the Origins of Human Communication. Musicae Scientiae.* Liège: European Society for the Cognitive Sciences of Music.

Trevarthen, C. (2001). Intrinsic motives for companionship in understanding: Their origin, development and significance for infant mental health. *Infant Mental Health Journal,* 22 (1-2): 95-131.

Trevarthen, C; Malloch, S. (2000). The dance of wellbeing: Defining the musical therapeutic effect. *Norwegian Journal of Music Therapy, 9(2):* 3-17.

Varela, F. J., E. Thompson y E. Rosch. (1991). *The Embodied Mind: Cognitive Sciences and Human Experience*. Massachusetts: MIT Press.

Waddington, C.H. (1975). The Evolution of Altruism and Language, en *The Evolution of an Evolutionist*. Edimburgo: Edinburgh University Press.

Coda: virus, zoonosis, pandemias y construcción de nicho

Ana Barahona*
Mario Casanueva López**
Francisco Vergara Silva***

No podemos cerrar esta obra sin añadir una reflexión en torno a los virus, las zoonosis y las pandemias en relación con la construcción de nicho.

Es ya un lugar común señalar que pandemias y zoonosis nos han acompañado a lo largo de nuestra historia evolutiva (pues diversos organismos patógenos y agentes infecciosos constantemente cruzan los límites que separan a las especies) y que lo nuevo es la manera en cómo nuestras modernas formas de vida (que sobreexplotan a la naturaleza, son marcadamente intrusivas hacia la ecología del paisaje en el que ocurren y están robustamente conectadas en sus aspectos económicos, tecnológicos, sociales y culturales) contribuyen a la génesis y expansión de este tipo de enfermedades. Esto es, las formas de captura, producción, comercio y consumo de especies y alimentos de las diferentes culturas humanas a lo largo del tiempo han creado condiciones favorables para el surgimiento de zoonosis y posterior dispersión de los agentes infecciosos, en nuestra época, la sobreexplotación generalizada de la naturaleza y la globalización, con sus niveles inéditos de trashumancia e intercambio de mercancías, las favorecen aún más. Aquí, deseamos enfatizar algunos aspectos de las zoonosis centrando nuestra atención en los virus, sus acciones y sus relaciones.

1. Construcción de nicho y alcances extra hospedero de los virus

En la medida en que la reproducción viral necesariamente ocurre dentro de las células del organismo infectado, los virus forzosamente modifican su entorno

* Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
** Departamento de Humanidades / Phibio / REMO, Universidad Autónoma Metropolitana-Cuajimalpa. PICT-2018-3454 (ANPCyT, Argentina)
*** Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.



(e.g., la maquinaria celular) y actúan como constructores de nicho. En numerosas ocasiones, esta actuación se extiende más allá de la célula infectada. Tradicionalmente, los estudios sobre los virus se han centrado en sus aspectos patológicos *(v. gr.* las afectaciones a la fisiología del hospedero), o en la coevolución entre el sistema inmune del hospedero y el virus. No obstante, desde hace algunas décadas hemos visto surgir una perspectiva que otorga preeminencia a los efectos producidos por virus débilmente patógenos, a las relaciones no patológicas entre hospederos y virus que actúan como comensales o mutualistas, a los procesos de retroalimentación evolutiva con sus anfitriones, a su impacto en una amplia gama de escalas (desde células u organismos infectados hasta ecosistemas) e incluso a las dinámicas de las poblaciones virales desde una perspectiva de construcción de nicho (Usme-Ciro, 2012; Hamblin, White y Tanaka, 2014; Pradeu, 2016). La existencia de virus beneficiosos para la especie hospedera ha sido reportada en una amplia gama de especies en todos los reinos y dominios de seres vivos. Las interacciones con virus exhiben gran variedad de efectos y se extienden más allá del ámbito del anfitrión. Actualmente se reconoce que los virus que causan enfermedades son solo una porción del viroma de los organismos y que muchos virus son benéficos e incluso necesarios para el organismo que los hospeda (*v. gr.*, Roossinck, 2011, 2015; Pradeu, 2016; Chiu *et al.*, 2017; Holdrege, 2020).

Como ilustración, tomamos tres de entre los casos reportados por Hamblin *et al.* (2014) de virus con efectos beneficiosos para su anfitrión que se extienden más allá de este. Primer ejemplo, numerosos icneumónidos (una familia de avispas) son endo-parasitoides que inyectan sus huevos dentro del cuerpo de otros artrópodos, especialmente larvas y pupas de abejas, avispas, hormigas, escarabajos, mariposas y polillas. Con frecuencia, cuando una hembra deposita sus huevos, por ejemplo, dentro de una oruga, también inyecta viriones[1] de polidnavirus simbiogénicos,[2] que, al ingresar a las células de la oruga, únicamente expresan genes de la avispa que impiden el mortal encapsulamiento de los huevos de la

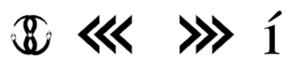
[1] Cuando no se encuentran dentro de una célula infectada o sobre esta, en el proceso de infectarla estos agentes infecciosos de los que hablamos, existen en forma de partículas independientes que se denominan viriones y se distinguen de los virus, quienes ya participan de la vida celular.
[2] La simbiogénesis es el producto de endosimbiosis de largo plazo que incluyen la transferencia de material genético entre las entidades biológicas involucradas en una o ambas direcciones.

última por parte de la primera. En ausencia de virus, los huevos no sobreviven (Roossinck, 2011). Segundo ejemplo, algunos parvovirus favorecen la supervivencia y dispersión de los pulgones a los que infectan, pues la interacción con el virus da lugar a formas aladas, ausentes en organismos no infectados, que contribuyen a la propagación de los pulgones con la consecuente colonización de nuevas plantas que de otra manera probablemente no hubiesen sido colonizadas (Ryabov *et al.*, 2009). Tercer ejemplo, una especie de roseta norteamericana que crece en zonas geotérmicas del Parque Nacional de Yellowstone, USA (*Dichanthelium lanuginosum var. thermale*) puede tolerar tanto temperaturas de hasta 65 °C como una alta acidez del suelo. Márquez y colaboradores (2007) encontraron que la tolerancia depende de la endosimbiosis con un hongo (*Curvularia protuberata*) que a su vez depende de un virus (Virus de *Tolerancia Térmica de Curvularia* o CTV) para otorgar la tolerancia térmica. Si el hongo o el virus no están presentes la planta no prospera en este tipo de suelos cálidos.

Un enfurecido perro rabioso que saliva y muerde o una agresiva abeja infectada por el virus Kakugo (Han *et al.*, 2015) actúan como vehículos de propagación y transmisión de virus y su fisiología y conducta pueden considerarse resultado de la construcción de nicho por parte de virus que favorecen entornos adecuados para su dispersión. La agencia causal de los virus posee efectos de construcción de nicho que se corresponden con diferentes escalas temporales y niveles de organización, pues los virus no solo son corresponsables de cambios en las condiciones ambientales que afectan: a las células infectadas y sus entornos inmediatos, a la fisiología o la conducta de organismos infectados o a la ecología local, también pueden afectar a generaciones futuras, quizá muy distantes. En la medida en que los resultados producidos directa o indirectamente por los virus alcanzan a especies distintas al hospedero, la abundancia o la escasez de determinados hospederos o de especies en su entorno ecológico puede verse afectada por la construcción de nicho viral.

2. El tránsito horizontal entre especies: una forma habitual de construcción de nicho entre virus

Una óptica centrada en el organismo hospedero, las diferencias en la escala espaciotemporal y las características interactivas que se presentan en el mundo de los



virus, respecto a aquellas en las que se desenvuelven los hospederos en sus entornos ecológicos, han oscurecido los efectos que los virus causan sobre sus propios entornos ecológicos[3] y los de sus hospederos. Al ritmo al que se reproducen, varias generaciones de virus pueden desarrollarse con antelación a los primeros síntomas o respuestas del hospedero. Así, el ambiente selectivo de anticuerpos y otras defensas que encaran los virus que inician una infección puede ser muy distinto del que afrontan los que participan de la transmisión a otros organismos, varias generaciones después (Hamblin *et al.*, 2014). Un hospedero infectado con el virus de la rabia no presenta un cambio evolutivo generado por la modificación de su respuesta inmune o su comportamiento,[4] pero la población de agentes infecciosos (virus y viriones) dentro del hospedero enfrenta cambios en las presiones de selección de su entorno que derivan de las modificaciones ambientales que ellos han causado. Trabajos clásicos sobre el virus del VIH-SIDA mostraron cómo la dinámica evolutiva de los virus presentes en un solo organismo a lo largo de la infección puede describirse como un cambio evolutivo en respuesta a la acción que los virus inducen sobre el sistema inmunológico de quien los alberga. Durante meses, o incluso años, después de la infección por VIH-SIDA, la población de virus cambia constantemente distanciándose de la respuesta del sistema inmune (Wolinsky *et al.*, 1996; Nowak *et al.*, 1996). El caso contrario, también es frecuente, existen poblaciones de hospederos que pueden verse fuertemente impactadas sin que en el proceso el virus sufra un cambio notable en sus tasas naturales de mutación y evolución.

La idea de nicho puede evocar imágenes muy diversas: la disputa entre escarabajos sagrados por una boñiga, los húmedos taludes donde crecen las hepáticas, las galerías de la lombriz o la hormiga, etc. En su mayoría son fragmentos de vidas y escenas que ocurren a nuestra escala. Al considerar el tipo de interacciones de un virus debe tenerse en cuenta que se desenvuelven en un mundo marcadamente molecular, su entorno es la bioquímica de los seres vivos, las entrañas de sus células, las moléculas de sus tejidos. Un virus no caza, envolviendo a sus

[3] Para muestra, baste señalar la ingente literatura que se maneja en torno a la sintomatología de cualquiera de los numerosos virus cuyos nombres incluyen los efectos que causan en su hospedero (*v. gr.*, bacteriófagos, virus del mosaico del tabaco, virus de la rabia, virus gripal A (H1N1), SARS CoV, etc.).

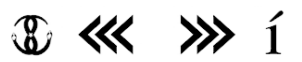
[4] De hecho, sería un error categorial hablar de cambios evolutivos en un individuo, pues son las poblaciones las que evolucionan.

presas en una fina tela, ni come larvas enterradas, ni atrae a los insectos…, un virus inserta su genoma en el interior de células. Ahí el tipo de actividades en que participa se inscriben en una ecología muy distinta a la que estamos habituados, ahí no hay piernas fuertes, cuerpos veloces, o atractivos, hay catálisis, reacciones químicas, plegamientos, ensambles moleculares, inserciones en regiones determinadas del genoma. Fuera de la célula, aún dentro del organismo, el nicho del virión se describe en términos de receptores celulares, reconocimiento molecular por anticuerpos, etc.

Buena parte del éxito reproductivo de muchos virus estriba en la posibilidad de invadir nuevos ambientes produciendo nuevos nichos, pues contribuye a su dispersión en un nuevo espacio y le otorga más posibilidades de recombinación o transferencia horizontal hacia otros espacios (Singh *et al.*, 2014; Koonin, 2016; Shapiro, 2017) y también contribuye a la dispersión de sus propios polizones (genes que se han subido al vehículo "virus"). Dentro de las células, los virus no solo transcriben y replican su genoma, son vectores génicos entre virus u organismos. Continuamente toman y dejan genes de diversas entidades biológicas y los hacen propios, y los depositan en otra entidad los virus continuamente cambian de, o mejor, entran y salen de diferentes entornos celulares, en su tránsito, no respetan la barrera organísmica o de especie y suelen servir de vehículos para el transporte de genes. (Becker, 2000).

Cuando un virus salta entre especies, invade un nuevo espacio produciendo un nuevo nicho (en un proceso análogo a la invasión de un ecosistema por una especie) y ese tránsito le abre nuevos horizontes ecológicos. En tanto vectores genéticos, los virus, conforman una importante fuente de variación y oportunidades para la evolución. Por ejemplo, los elementos virales endógenos (EVE) constituyen alrededor del ocho por ciento del genoma humano. Entre otros, las secuencias que codifican para algunas proteínas placentarias son de origen viral. Los genomas de las especies no están aislados, continuamente se recomponen a partir de su entorno de EVE (Shapiro, 2017; Zárate *et al.*, 2018). Los EVE son fuente de exaptaciones (Zárate *et al.*, 2018), para Frank y Feschotte (2017), ponen a disposición del hospedero

> una fuente de secuencias codificadoras y reguladoras prefabricadas que anteriormente se utilizaban para la infección viral y la replicación, pero que ocasio-



nalmente se han reutilizado para la función celular. Si bien la cooptación de EVE ha beneficiado una variedad de funciones biológicas del hospedero, parece haber una contribución desproporcionada a la inmunidad y la defensa antiviral. [...] proponemos que la cooptación EVE se impulsa inicialmente como un medio para mitigar los conflictos entre el huésped y los virus, lo que a su vez actúa como un trampolín hacia la evolución de las innovaciones celulares al servicio de la fisiología y el desarrollo del huésped (2017: 81).

3. SARS COV2 Y LA PANDEMIA COVID-19

Nuestra interacción con el SARS CoV2 dio origen a una zoonosis viral que desembocó en la pandemia COVID-19 que afecta, desde sus orígenes en Wuhan, provincia de Hubei, China, en diciembre de 2019, a las formas de vida y los entornos ecológicos de los humanos a nivel local y mundial. Hay razones para creer que el SARS-CoV, el MERS-CoV y el SARS-CoV-2 se originaron en murciélagos (especie reservorio), y se transmiten a nuestra especie mediante hospederos intermediarios (respectivamente, civetas, camellos y posiblemente pangolines, o quizá murciélagos, pero con un tránsito previo por los pangolines) (Konda *et al.*, 2020).

Ésta es la tercera zoonosis de coronavirus fuertemente patógenos que enfrentamos los humanos en menos de 20 años. Fue precedida por el SARS-CoV, inicialmente reportado en Guangdong, China y MERS-CoV originalmente reportado en 2012 en Arabia Saudita. La infección por otros coronavirus humanos, como el HCoV-OC43 y el HCoV-229E da lugar a síntomas respiratorios leves parecidos al resfriado común. Dado que los coronavirus SARS-CoV, MERS-CoV y SARS-CoV-2 tienen como blanco a los neumocitos y a las células del epitelio bronquial y del tracto respiratorio superior en humanos, pueden generar enfermedades respiratorias graves. Aunque el SARS-CoV-2 es menos nocivo que el SARS-CoV y el MERS-CoV es más transmisible y se replica más rápido, adicionalmente, como un gran número de individuos son portadores asintomáticos, su propagación alcanzó muy pronto niveles mundiales (Wu *et al.*, 2020; Ye *et al.*, 2020).

La pandemia COVID-19 ha cambiado la importancia otorgada a las zoonosis y los reservorios animales y todavía deben conocerse muchos detalles sobre el origen zoonótico del SARS-CoV-2 (por ejemplo, aun ignoramos en detalle cuántas especies están involucradas y cómo se traslapan sus nichos). Los CoV de murciélagos, y otros animales, con capacidad zoonótica son muy diversos y

mientras mantengamos una relación con murciélagos y otras especies silvestres, existe una posibilidad significativa de que se recombinen o evolucionen de otras maneras y salten a nuestra especie (Konda *et al.*, 2020; Ye *et al.*, 2020).

Una especie o población reservorio es aquella en la cual una entidad u organismo patógeno para otra población o especie (en ocasiones denominada objetivo) reside y se reproduce naturalmente durante largos periodos (o de la cual depende para su multiplicación). El concepto de reservorio es relativo tanto a la especie objetivo como al patógeno, formalmente decimos, que la especie o población E es reservorio del patógeno P respecto a la especie o población E'. Un patógeno puede desarrollarse en más de un reservorio. Respecto a los virus, una especie o población puede servir de reservorio cuando hospeda al virus en cuestión o bien a un ancestro estrechamente emparentado, tal es el caso de la gripe común cuyo reservorio son aves marinas. Habitualmente, el virus infeccioso o su ancestro se encuentran coadaptados. Los virus no son patógenos en su reservorio y este los reproduce. Esta tolerancia mutua entre virus y hospedero en muchas ocasiones está mediada por el intercambio de material genético entre ambos. En contraste, cuando el virus infecta *de novo* a un hospedador intermediario, por lo general, no se encuentran mutuamente adaptados y suele producirse alguna patología, aunque la relación puede evolucionar, tanto hacia la eliminación del virus por el hospedero intermediario o hacia una endemicidad estable que convierte al intermediario en un nuevo reservorio, respecto al caso.

En principio, las enfermedades zoonóticas pueden controlarse cuando (tempranamente) se interviene, aísla o se elimina a la especie o población reservorio, como en el caso de las civetas de los mercados húmedos de China portadoras del SARS CoV en 2002, o los 17 millones de visones que, en 2020, Dinamarca ordenó sacrificar,[5] pues portan una mutación del SARS CoV2 capaz de retransmitirse a los humanos y poner en riesgo la eficacia de una futura vacuna. (Dyer, 2020; Frutos y Devaux, 2020).[6] No en todos los casos esta solución es viable, por ejemplo, el control del MERS, no puede darse mediante la eliminación de los camellos

[5] Dicho de paso, dadas las exigencias de homogeneidad de pelaje impuestas por el mercado, su genotipo es bastante homogéneo y muy probablemente persistirá en otras granjas de la industria peletera.

[6] El caso del visón es interesante pues el virus ha saltado del humano hacia los visones, donde la escasa diversidad genética del visón de cultivo y su cría masiva en condiciones de alta densidad poblacional favorecen una alta tasa de contagios, y de éstos nuevamente a los humanos (Larsen y Paludan, 2020).



en Oriente Medio y África pues constituyen muy importantes recursos de uso generalizado, en transporte y suministro de carne, leche, cuero y lana.

Desde un punto de vista molecular, en consonancia con la clasificación de Baltimore, (1971), los coronavirus son virus de ARN monocatenario de polaridad positiva. Su envoltura, cuyos fosfolípidos derivan del retículo endoplásmico y aparato de Golgi de la célula hospedera, contiene tres clases de proteínas estructurales: e**S**pícula (S), **E**nvoltura (E), **M**embrana (M). Un cuarto tipo de proteína estructural, la **N**ucleocápside (N) recubre el material genético. La proteína S es la que interactúa con proteínas de la membrana de las células del huésped y permite que el virus se adhiera y fusione con la membrana celular.

Los viriones de SARS-CoV2 poseen un tamaño aproximado de entre 50 y 200 nanómetros de diámetro y, al igual que otros coronavirus, poseen un genoma grande (comparados con otros virus de ARN) que termina en regiones no traducidas, pero esenciales para la síntesis del ARN viral. En el humano, la infección por SARS-COv2 inicia con la unión de la proteína S a los receptores ACE2 en la membrana de la célula hospedera. La liberación del ARN del virus dentro de la célula inicia un proceso complejo, específico y altamente regulado, tanto espacial como temporalmente, de expresión del material genético viral. Durante el ciclo de vida intracelular el ARN viral se expresa y se replica para producir copias completas que se incorporan a las partículas virales recién producidas. La replicación comienza con la síntesis de copias completas de sentido negativo que sirven de plantillas para la obtención de cadenas de sentido positivo. Los genomas recién sintetizados son traducidos en proteínas o partes del complejo de replicación y traducción del virus (*cfr*. V'kovski *et al*., 2020).

El material genético de los coronavirus es peculiar en varios sentidos (i) comparado con otros virus de ARN, fuera de su propio orden (*Nidovirales*)[7] es considerablemente largo, ~30 kb, (ii) a pesar de su mayor longitud, tiene una tasa de mutación que es diez veces más lenta que la de otros virus de ARN y (iii) codifica para una maquinaria de replicación/transcripción que es inusualmente complicada pues está formada por un sistema con cerca de quince proteínas no

[7] El orden de los *Nidovirales* consta de cuatro familias *Coronaviridae, Arteriviridae, Roniviridae*, y *Mesoniviridae*. La primera incluye dos géneros aceptados, *Coronavirus y Torovirus*, y un género tentativo, *Bafinivirus*. Las tres restantes incluyen un género cada una, *Arterivirus*, *Okavirus,* y *Alphamesonivirus*, respectivamente.

estructurales. A diferencia de virus de ARN con genoma corto, en los coronavirus y otros *Nidovirales* de genoma largo (toro-, bafini-, y ronivirus) la ARN-polimerasa no está sola sino que se asocia funcionalmente con una exoribonucleasa 3′-5′ y una guanina metiltransferasa que corrigen posibles errores de la ARN-polimerasa y le otorgan al sistema una mayor fidelidad de replicación, lo que da cuenta de su mayor longitud y de su menor tasa de mutación (al cometer menos errores de replicación se pueden soportar genomas más largos que se repliquen funcionalmente) (Gorbalenya *et al.*, 2006; Minskaia *et al.*, 2006; Smith, y Denison, 2013; Subissi *et al.*, 2014; Ogando *et al.*, 2019). La exonucleasa de los Nidovirales, ausente en los virus de ARN de genoma corto, no es de origen viral, se implantó en los genomas de algún nidovirus ancestral mediante procesos de transferencia horizontal (Snijder *et al.*, 2003; Nga *et al.*, 2011).

4. Selección natural y construcción de nicho. Mecanismos de evolución que actúan a diferentes escalas

El alcance, lugar y forma de acción de la selección natural han sido debatidos desde sus orígenes. Darwin otorgó todo el tiempo preponderancia al organismo en tanto sitio de acción de la selección natural, aunque también postuló a la tribu como unidad de selección para dar cuenta de la moralidad humana. Wallace por su parte se adhirió sin problema a la selección grupal (*cfr.*, *v. gr.*, Ruse, 1980). La idea de que la selección natural puede actuar en múltiples niveles aparece con claridad en Weismann (1892), (aunque sus niveles, ligados a una concepción distinta de la herencia y el desarrollo no prosperaron), después de un *impasse*, reaparece en varios momentos durante los siglos XX y XXI, tanto en el sentido de los genes como en el de taxones por arriba de las poblaciones, con la posibilidad de coexistencia en paralelo de diferentes tipos de jerarquías. Actualmente, goza de amplia aceptación (Fisher, 1929; Wright, 1956; Wynne Edwards, 1962; Grant, 1963; Lewontin, 1970; Eldredge y Gould, 1972; Dawkins, 1976; Hull, 1980; Eldredge y Cracraft, 1980; Vrba, 1984; Arnold y Fristrup, 1982; Gould, 1982; Lambert, 1984; Williams, 1992; Keller, L., 1999; Okasha, 2006; Gilad *et al.*, 2006; Brandon, 1982; Boomsma, 2016; Pievani y Parravicini, 2016).

Ya que la acción de las entidades biológicas sobre el entorno ocurre en diferentes escalas, la ampliación del ámbito de acción de la selección natural, más allá



del organismo, ya sea hacia el gen o hacia taxones superiores a la población o especie, trae aparejada una expansión de otros conceptos (*v. gr.*, ambiente o escala temporal) y da pie a pensar en una correspondiente ampliación del ámbito de la construcción de nicho. Aquí hemos mostrado algunas cuestiones sobre la construcción de nicho por parte de virus (entidad biológica a la que muchos no otorgan el estatus de ser vivo),[8] y cabe preguntarse si, por ejemplo, genes que saltan entre entidades biológicas, como lo hicieron los que codifican para algunas de las proteínas placentarias (Haig, 2012), o para la exonucleasa presente en los Nidovirales de genoma grande, ¿están construyendo nicho al ubicarse en contextos que favorecen su replicación?

En la pandemia COVID-19 se encuentran imbricados varios procesos de construcción de nicho con diferentes agentes, direcciones e intensidades. Sin pretensión de exhaustividad, repasamos algunos ejemplos: los humanos, con nuestras formas de captura, crianza y comercialización de especies, cambiamos sustancialmente las condiciones del paisaje ecológico propio y ajeno, particularmente el de especies intermediarias o reservorios. Así, favorecemos las zoonosis que transitan por nosotros, lo que a su vez influye sobre nuestras presiones de selección (la pandemia COVID-19 afecta la composición etaria de la población humana (Sudharsanan *et al.*, 2020) y puede cambiar las frecuencias génicas pues, por ejemplo, los grupos sanguíneos A y AB pueden tener un mayor riesgo de resultados clínicos graves (Zhao *et al.*, 2020)). Nuestras prácticas de crianza y comercialización de especies son fuertes vectores en la construcción de nicho, con acciones de muy diverso tipo, desde el hacinamiento de poblaciones que favorece la dispersión de enfermedades virales, hasta el exterminio de poblaciones intermediarias como medida de control.

También construimos nicho mediante acciones que modifican las condiciones ambientales, regulando nuestro comportamiento social (con prácticas de salud como la sana distancia, o el uso público del tapabocas que evitan la dispersión) o mediante la aplicación de desarrollos farmacológicos antivirales y diversos tipos de vacunas que nos otorgan inmunidad artificial. Al hacerlo afectamos la extensión de pandemias y zoonosis y modificamos nuestra respuesta evolutiva. Igualmente

[8] Aquí no abordamos la discusión sobre si los virus son seres vivos o partícipes de algunos estados vivos, aunque la distinción asumida entre virus y viriones apunta a una respuesta.

construimos nicho con nuestras formas de vida globalizada cuyas prácticas intensas de trashumancia e intercambios de todo tipo favorecen la dispersión del virus.

Como señalamos, también por parte del virus existe construcción de nicho, un virus que infecta a una célula construye nicho al insertarse en un ambiente molecular adecuado para su replicación. Más aún, un virus que transita entre especies, construye un nuevo nicho con nuevos horizontes ecológicos. El salto a otra especie modifica las condiciones ambientales y reconfigura las presiones de selección que actúan sobre el virus, y con ello su horizonte evolutivo. Las poblaciones de virus que inducen cambios de conducta u otros síntomas en los organismos que infectan provocan una respuesta inmune y, desde una perspectiva centrada en la población de virus, el proceso puede ser considerado un cambio ambiental codeterminado por los virus.

Enunciar todas las entidades y los tipos de acciones de construcción de nicho presentes en una pandemia sería un largo camino, invitamos al lector a confeccionar su propia lista. Al hacerlo deberá tener presentes los criterios de presencia de construcción de nicho propuestos por Matthews *et al.*, (2014) y retomados por Laland, Matthews y Feldman (2016):

1. Un organismo debe modificar significativamente las condiciones ambientales;
2. Las modificaciones ambientales mediadas por organismos deben influir en las presiones de selección en un organismo receptor;
3. Debe haber una respuesta evolutiva en al menos una población receptora causada por la modificación ambiental (2016: 193).

Invitamos al lector a realizar el ejercicio pensando a cuántos tipos de entidades podría atribuirse con legitimidad la construcción de nicho. Estamos seguros que el resultado lo sorprenderá.

Referencias

Arnold, A. J., y Fristrup, K. (1982). The theory of evolution by natural selection: A hierarchical expansion. *Paleobiology*, 8:113-129.

Baltimore, David. (1971). Expression of animal virus genomes. *Bacteriological reviews*, 35 (3), 235-241.



Becker, Y. (2000). Evolution of viruses by acquisition of cellular RNA or DNA nucleotide sequences and genes: an introduction. *Virus Genes*, 21(1-2), 7-12.

Boomsma, J. J. (2016). Fifty years of illumination about the natural levels of adaptation. *Current Biology*, 26(24), R1250-R1255.

Brandon, R. (1982). The levels of selection. En *Proceedings of the biennial meeting of the Philosophy of Science Association* (Vol. 1982, No. 1, pp. 315-323).

Chiu, L., Bazin, T., Truchetet, M. E., Schaeverbeke, T., Delhaes, L., y Pradeu, T. (2017). Protective microbiota: from localized to long-reaching co-immunity. *Frontiers in immunology*, 8, 1678.

Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.

Dyer, O. (2020). Covid-19: Denmark to kill 17 million minks over mutation that could undermine vaccine effort *BMJ*; 371: m4338.

Eldredge, N. y Cracraft, S. J. (1980). *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia Univ. Press, New York.

Eldredge, N. y Gould, S. J. (1972). Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. Pages 82-115 in *Models in paleobiology* (T. J. M. Schopf, ed.). Freeman, Cooper and Co., San Francisco.

Fisher, R. A. (1929). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.

Frank, J. A., y Feschotte, C. (2017). Co-option of endogenous viral sequences for host cell function. *Current opinion in virology*, 25, 81-89.

Frutos, R., y Devaux, C. A. (2020). Mass culling of minks to protect the COVID-19 vaccines: is it rational? *New microbes and new infections*, 100816.

Gilad, Y., Oshlack, A., y Rifkin, S. A. (2006). Natural selection on gene expression. *Trends in Genetics*, 22(8), 456-461.

Gorbalenya, A. E., Enjuanes, L., Ziebuhr, J. y Snijder, E. J. (2006). Nidovirales: evolving the largest RNA virus genome. *Virus Res*. 117, 17-37.

Gould, S. J. (1982). Darwinism and the expansion of evolutionary theory. *Science*, *216* (4544), 380-387.

Grant, V. (1963). *The origin of adaptations*. Columbia Univ. Press, New York.

Haig, D. (2012). Retroviruses and the placenta. *Current Biology*, 22(15), R609-R613.



HAMBLIN, S. R., White, P. A., y Tanaka, M. M. (2014). Viral niche construction alters hosts and ecosystems at multiple scales. *Trends in ecology & evolution*, 29(11), 594-599.

HAN, Y., van Oers, M. M., van Houte, S., y Ros, V. I. D. (2015). Virus-Induced Behavioural Changes in Insects. *Parasitology Research Monographs*, 149-174.

HOLDREGE, C. R. A. I. G. (2020). Viruses in the Dynamics of Life. Consultado 2020-11-19 de https://natureinstitute.org/txt/ch/virus.PDF.

HULL, D. (1980). Individuality and Selection, *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:311-332.

KELLER, L. (Ed.). (1999). *Levels of selection in evolution.* Princeton University Press.

KONDA, M., Dodda, B., Konala, V. M., Naramala, S., y Adapa, S. (2020). Potential Zoonotic Origins of SARS-CoV-2 and insights for preventing future pandemics through one health approach. *Cureus*, 12(6).

KOONIN, E.V. (2016). Viruses and mobile elements as drivers of evolutionary transitions. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*; 371(1701):20150442.

LALAND, K., Matthews, B., y Feldman, M. W. (2016). An introduction to niche construction theory. *Evolutionary ecology*, 30(2), 191-202.

LAMBERT, D. (1984). Population Genetics and the 'Third View' of Evolution. *Tuatara*, 27(2), 121-126.

LARSEN, C. S., y Paludan, S. R. (2020). Corona's new coat: SARS-CoV-2 in Danish minks and implications for travel medicine. Travel medicine and infectious disease, 38, 101922. Advance online publication. https://doi.org/10.1016/j.tmaid.2020.101922

LEWONTIN, R.C. (1970). The units of selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1:1-16.

MÁRQUEZ, L; Redman, R; Rodríguez R; Roossinck M. (2007). A Virus in a Fungus in a Plant: Three-Way Symbiosis Required for Thermal Tolerance. *Science*. 315 (5811): 513-5.

MATTHEWS, B. *et al.*, (2014). Under niche construction: an operational bridge between ecology, evolution, and ecosystem science. *Ecological Monographs*, 84(2), 245-263.

MINSKAIA, E., Hertzig, T., Gorbalenya, A. E., Campanacci, V., Cambillau, C., Canard, B., y Ziebuhr, J. (2006). Discovery of an RNA virus 3′→ 5′ exoribo-



nuclease that is critically involved in coronavirus RNA synthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(13), 5108-5113.

NGA, P. T., Parquet Mdel, C., Lauber, C., Parida, M., Nabeshima, T., Yu, F. *et al.* (2011). Discovery of the first insect nidovirus, a missing evolutionary link in the emergence of the largest RNA virus genomes. *PLoS Pathog*. 7:e1002215.

NOWAK, M. A. *et al.* (1996). HIV-1 evolution and disease progression. *Science*, 1008-1011.

OGANDO, N., Ferron, F., Decroly, E., Bruno, C., Posthuma, C., y Snijder, E. (2019). The curious case of the nidovirus exoribonuclease: its role in RNA synthesis and replication fidelity. *Frontiers in microbiology*, 10, 1813.

OKASHA, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Oxford University Press.

PIEVANI, T., y Parravicini, A. (2016). Multilevel selection in a broader hierarchical perspective. *Evolutionary theory: A hierarchical perspective*, 174-201.

PRADEU, T., (2016). Mutualistic viruses and the heteronomy of life, *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, vol. 59, págs. 80-88.

ROOSSINCK, M. J. (2011). The good viruses: viral mutualistic symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 9(2), 99-108.

ROOSSINCK, M. J. (2015). Plants, viruses and the environment: ecology and mutualism. *Virology*, 479, 271-277.

RUSE, M. (1980). Charles Darwin and group selection. *Annals of science*, *37*(6), 615-630.

RYABOV, E.V. *et al.* (2009). Densovirus induces winged morphs in asexual clones of the rosy apple aphid, Dysaphis plantaginea. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A*. 106, 8465-8470.

SHAPIRO, J. A. (2017). Living organisms author their read-write genomes in evolution. Biology, 6(4), 42.

SINGH, Parmit Kumar; Bourque, Guillaume; Craig, Nancy L.; Dubnau, Josh T.; Feschotte, Cédric; Flasch, Diane A.; Gunderson, Kevin L.; Malik, Harmit Singh *et al.* (2014). Mobile genetic elements and genome evolution 2014. *Mobile DNA* 5: 26. PMC 4363357. PMID 30117500.

SMITH, E. C., y Denison, M. R. (2013). Coronaviruses as DNA wannabes: a new model for the regulation of RNA virus replication fidelity. *PLoS Pathog*, 9(12), e1003760



SNIJDER, E. J., Bredenbeek, P. J., Dobbe, J. C., Thiel, V., Ziebuhr, J., Poon, L. L. *et al.* (2003). Unique and conserved features of genome and proteome of SARS-coronavirus, an early split-off from the coronavirus group 2 lineage. *J. Mol. Biol.* 331, 991-1004.

SUBISSI, L., Posthuma, C. C., Collet, A., Zevenhoven-Dobbe, J. C., Gorbalenya, A. E., Decroly, E., ... e Imbert, I. (2014). One severe acute respiratory syndrome coronavirus protein complex integrates processive RNA polymerase and exonuclease activities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(37), E3900-E3909.

SUDHARSANAN, N., Didzun, O., Bärnighausen, T., y Geldsetzer, P. (2020). The Contribution of the Age Distribution of Cases to COVID-19 Case Fatality Across Countries: A Nine-Country Demographic Study. *Annals of internal medicine*, 173(9), 714-720.

USME-CIRO, J., Hoyos-López, R., y Gallego-Gómez, J. C. (2012). Viral evolutionary ecology: conceptual basis of a new scientific approach for understanding viral emergence. En Lunet, N. (Ed.). (2012). *Epidemiology-Current perspectives on research and practice*, InTech, Rijeka, 119-127.

V'KOVSKI, P., Kratzel, A., Steiner, S., Stalder, H., y Thiel, V. (2020). Coronavirus biology and replication: implications for SARS-CoV-2. *Nature Reviews Microbiology*, 1-16.

VRBA, E. (1984). What is Species Selection? *Systematic Zoology*, 33(3), 318-328. doi:10.2307/2413077.

WEISMANN, August. *Das Keimplasma: eine Theorie der Vererbung*, (1892). Traducida por W. Newton Parker & Harriet Rönnfeldt como *The Germ-Plasm: a Theory of Heredity*. New York: Scribner, 1893.

WILLIAMS, G. C. (1992). *Natural selection: domains, levels, and challenges*. Oxford University Press.

WYNNE-EDWARDS, V. C. (1962). Animal dispersal in relation to social behavior. Oliver & Boyd. Univ. Aberdeen, Aberdeen, Scotland.

WOLINSKY, S. M. *et al.*, (1996). Adaptive evolution of human immunodeficiency virus-type 1 during the natural course of infection. *Science*, 272(5261), 537-542.

WRIGHT, S. (1956). Modes of selection. *Am. Nat.*, 90: 5-24.



WU C., Liu Y., Yang Y. *et al.*, (2020). Analysis of therapeutic targets for SARS-CoV-2 and discovery of potential drugs by computational methods. *Acta Pharmaceutica Sinica.* B. 2020 May; 10(5):766-788.

YE ZW, Yuan S, Yuen KS, Fung SY, Chan CP, Jin DY. (2020). Zoonotic origins of human coronaviruses. *Int J Biol Sci*; 16(10):1686-1697.

ZÁRATE, S., Taboada, B., Yocupicio-Monroy, M., y Arias, C. F. (2017). Human virome. *Archives of Medical Research*, 48(8), 701-716.

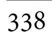
ZHAO, J. *et al.*, (2020). Relationship between the ABO Blood Group and the COVID-19 Susceptibility. medRxiv. medRxiv preprint.

Índice



PARTE II

PARTE III





Biofilosofías para el Antropoceno. La teoría de construcción de nicho desde la filosofía de la biología y la bioética, fue realizado por la Facultad de Filosofía y Letras de la UNAM, se terminó de producir en mayo de 2021 en Proelium Editorial Virtual - Proelium Consultoría Empresarial, S.A. de C.V. Tiene un formato de publicación electrónica enriquecida, exclusivo de la serie HEÚRESIS así como salida a impresión por demanda. Se utilizó en la composición, realizada por F1 Servicios Editoriales S. C., la familia tipográfica Devaganari en diferentes puntajes y adaptaciones. Los recursos electrónicos y la conversión digital estuvieron a cargo de Karina Vega Rodríguez (Go-Books Ediciones). La totalidad del contenido de la presente publicación es responsabilidad del autor, y en su caso, corresponsabilidad de los coautores y del coordinador o coordinadores de la misma. El cuidado de la edición estuvo a cargo del equipo de editores de Proelium Editorial Virtual.

ANA BARAHONA es Profesora de Carrera en el Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM, donde fundó el grupo de Estudios Sociales de la Ciencia y la Tecnología. Sus publicaciones incluyen, entre otros, más de 60 artículos especializados, 7 libros de investigación, y 11 títulos coordinados. Es Miembro Titular del Seminario de Cultura Mexicana, y Coordinadora del Seminario Universitario de Historia, Filosofía y Estudios de las Ciencias y la Medicina de la UNAM. Fue galardonada con el Premio Universidad Nacional 2014 en Docencia en Ciencias Naturales por sus contribuciones a los estudios de la ciencia y la tecnología.

MARIO CASANUEVA es Profesor-Investigador del Departamento de Humanidades, UAM-Cuajimalpa. Su obra de investigación, reúne más de 70 títulos. En su libro *Mendeliana*, reconstruyó tres redes teóricas con más de cuarenta especializaciones. Fue fundador del Depto. de Humanidades y de los seminarios de Phibio, (Filosofía de la Biología) y REMO (Representación y Modelización del Conocimiento Empírico) de la UAM-Cuajimalpa.

FRANCISCO VERGARA SILVA es Investigador en el Instituto de Biología de la UNAM desde 2007. Especialista en historia, filosofía y sociología de la ciencia, en áreas de confluencia entre antropología y biología. Pertenece a la American Anthropological Association, la European Society for Evolutionary Developmental Biology, y la International Society for the History, Philosophy and Social Studies of Biology.



Der Doctor Schna-
-bel von Rom
Vos Creditis, als eine fabel,
quod scribitur vom Doctor Schnabel,
der fugit die Contagion
et aufert seinen Lohn darvon
Cadavera sucht er zu fristen
gleich wie der Corvus auf der Mysten.
Ah Credite, siehet nicht dort hin,
dann Romæ regnat die Pestin.
Quis non deberet sehr erschrec
für seiner Virgul oder stecken,
qua loquitur, als wär er stumm
und deutet sein Consilium.
Wie mancher Credit ohne zweifel
das ihn tentir
Marsupium heist seine Höll,
und aurum die geholte seel.
J. Columbina ad vivum delineavit.
Paulus Fürst Excud.
Kleidung wi
zu Rom. Anno 1656.
Rom, wann sie die, andere Pest erkranckte Per
Gifft zu sichern, ein langes Kleid von ge
hatten sie grosse Crystalline Brillen, wider
Nasen einen langen Schnabel voll wolriechender Specerey, in der Hände, welche mit Handschuhen
wol versehen ist, eine lange Ruthe und darmit deuten sie, was man thun, und gebrauchen soll.
9 786073 045797